Bonn. zool. Beitr.
35 (1984), Heft 4

Skelett und Muskulatur des Thorax von *Microphor holosericeus* (Meigen) (Diptera, Empidoidea)

von

HANS ULRICH

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Herrn Professor Dr. O. Pflugfelder, meinem verehrten Lehrer,
anläßlich seines 80. Geburtstags am 15. Februar 1984 gewidmet

Die Untersuchung des Thorax der Dolichopodiden (Ulrich 1971) ergab eine Reihe von Synapomorphien, die die monophyletische Natur dieser Familie bestätigen. Für die damals untersuchten „Empididen" (s. auct. nec Chvála 1983) konnte dagegen keine zweifelsfreie Synapomorphie nachgewiesen werden. Andererseits wurden auch keine Merkmalsübereinstimmungen gefunden, die als gemeinsame Synapomorphien der Dolichopodiden und einzelner Teilgruppen der „Empididen" gedeutet werden könnten. Die Frage, ob die „Empididen" monophyletisch oder paraphyletisch sind, blieb damit offen.

Die von Colless (1963) erstmals geäußerte Vermutung, die nächsten Verwandten der Dolichopodiden seien in der *Microphorus*-Gruppe (Melander 1927, Microphorinae Hennig 1970) und im besonderen in der Nähe der Gattung *Microphorella* zu suchen, wurde von Hennig (1971) aufgegriffen und durch mehrere mutmaßliche Synapomorphien untermauert.

Sollte diese Hypothese sich als richtig erweisen, so könnte die bisherige Gliederung der Empidoidea in die beiden Familien „Empididae" und Dolichopodidae nicht aufrecht erhalten werden. Dem trug Chvála (1983) Rechnung, indem er die bisherigen „Empididae" in vier Familien aufteilte und dabei die Microphorinae in den Rang einer Familie erhob. Die von Chvála vorgeschlagene Gliederung der Empidoidea erscheint mir wohlbegründet und soll im folgenden angenommen werden. Danach umfaßt meine frühere Untersuchung, teils für Skelett und Muskulatur, teils nur für das Skelett, Vertreter der Empididen (Empidinae, Hemerodromiinae, Clinocerinae), Hybotiden (Ocydromiinae, Hybotinae, Tachydromiinae), Dolichopodiden und Atelestiden (s. u.), während die Microphoriden unberücksichtigt blieben.

Wie auch Hennig (1971) bemerkte, erschien es lohnend, die Studien auf Angehörige dieser Gruppe auszudehnen, um nachzuprüfen, ob ein Teil der apomor-

phen Merkmale, die bisher nur vom Thorax der Dolichopodiden bekannt waren, auch bei ihnen zu finden ist. Durch zahlreiches Auftreten von *Microphor holosericeus* in meinem Garten wurden mir diese Untersuchungen nunmehr ermöglicht.

Zu der Frage, ob *Microphorella* und (nach Hennig 1971) *Parathalassius* mit den Dolichopodiden noch näher verwandt sind als *Microphor*, kann die vorliegende Arbeit nichts beitragen, da mir von beiden Gattungen gegenwärtig kein Material zur Verfügung steht. Sollte sie positiv entschieden werden, so müßten beide aus den Microphoriden ausgeschlossen und zu den Dolichopodiden gestellt werden. Chvála (1981) faßte sie in einer Tribus, Parathalassiini, zusammen, der er jetzt den Rang einer Unterfamilie beimißt (persönliche Mitteilung August 1984).

Die Zuordnung der Atelestiden zu den Empidoidea scheint nach wie vor unsicher zu sein. Wie Chvála vermutet, sind sie möglicherweise mit den Cyclorrhaphen näher verwandt. Die einzige Übereinstimmung im Thorakalskelett der Empidoidea, die mit einiger Sicherheit als Synapomorphie gedeutet werden kann, scheint auf *Atelestus* nicht zuzutreffen (Ulrich 1971), was aber an weiterem und besser erhaltenem Material nachgeprüft werden müßte. Im Gesamthabitus, den Proportionen und zahlreichen Einzelmerkmalen des Throrakalskeletts sind *Atelestus* und *Microphor* ähnlich, was aber offenbar auf Symplesiomorphie beruht; im Verlauf der Untersuchungen verstärkte sich der Eindruck, daß beide, vor allem aber *Atelestus*, in vielen Merkmalen mit dem Grundplan der Empidoidea oder der Eremoneura (Empidoidea + Cyclorrhapha) übereinstimmen.

In der vorliegenden Arbeit sollen Skelett und Muskulatur des Thorax von *Microphor holosericeus* in ähnlicher Weise beschrieben und in Abbildungen zur Darstellung gebracht werden, wie dies 1971 für die Dolichopodide *Argyra auricollis* und weniger ausführlich für einige weitere Arten der Empidoidea geschah. Dabei werden Vergleiche mit den damals gewonnenen Befunden zu ziehen und einige meiner früheren Angaben zu ergänzen oder zu berichtigen sein[1]).

Über einen Teil der erzielten Ergebnisse wurde auf dem XVII. Internationalen Kongreß für Entomologie in Hamburg, August 1984, berichtet (Zusammenfassung: Ulrich 1984). Bei dieser Gelegenheit wies mich Herr Dr. M. Chvála darauf hin, daß der Name der untersuchten Gattung nicht *Microphorus*, wie bislang gebräuchlich, sondern *Microphor* lauten muß, wie Allen in einer bisher übersehenen Publikation (1963) überzeugend begründet hat. Ich danke ihm für diesen Hinweis und die Empfehlung, in der vorliegenden Arbeit den korrekten Namen zu gebrauchen und nicht zu warten, bis seine Wiedereinführung durch eine taxonomische Revision in größerem Rahmen bekannt gemacht wird.

Eine wichtige Ergänzung zu meiner früheren Arbeit bilden zwei Beiträge von Marina & Negrobov (1977, 1980), die sich vor allem mit den Abwandlungen des Thorakalskeletts innerhalb der Dolichopodiden und ihrer Verwertung für die systematische Gliederung dieser Familie auseinandersetzen. Merkmale des Hals- und Prothorakalskeletts der Doli-

---

[1]) Die Berichtigungen und Ergänzungen fußen teils auf Nachuntersuchungen, worauf im Text jeweils ausdrücklich hingewiesen wird, teils auf einer erneuten Auswertung meiner damaligen Beobachtungsprotokolle. Um die Hinweise auf falsch oder irreführend wiedergegebene Beobachtungsdaten nicht in der Diskussion untergehen zu lassen, werden sie durch Fußnoten sichtbar hervorgehoben. Auf eine vollständige Wiedergabe aller in den Protokollen festgehaltenen Daten muß auch diesmal verzichtet werden, um eine allzu starke Ausdehnung des Textumfangs zu vermeiden.

chopodiden und anderer orthorrhapher Brachyceren erörtert Marina (1980). Eine Fülle von Daten über das Thorakalskelett der orthorrhaphen Brachyceren bietet die Arbeit von Ahmed (1982), in der auch die Homologie der Teile diskutiert wird. Diese und die in ihr berücksichtigte Monographie Matsudas (1970) veranlassen mich, die von mir früher angewandte Terminologie in einigen Punkten abzuwandeln.

Material und Methoden

Zur Untersuchung kamen Männchen von *Microphor holosericeus* (Meigen) [= *velutinus* Macquart], die im Mai 1981 und 1983 am Nordrand der Eifel (Ahrgebirge) südlich von Bonn gesammelt und teils in 70%igem Alkohol konserviert, teils mit einem Formalin-Alkohol-Eisessig-Gemisch (Burck 1973, S. 51) fixiert worden waren. In geringer Anzahl standen auch Weibchen derselben Art vom gleichen Fundplatz und -zeitpunkt und Weibchen von *Microphor anomalus* (Meigen) von einem benachbarten Fundort aus dem Juli 1973, beide in Alkohol konserviert, für Skelettuntersuchungen zur Verfügung, die aber keine abweichenden Ergebnisse erbrachten.

Die Beschreibung des Skeletts stützt sich auf Kalilauge-Mazerationspräparate, ergänzt durch Beobachtungen anläßlich des Studiums der Muskulatur.

Zur Untersuchung der Muskeln wurden drei Methoden herangezogen, die sich gegenseitig ergänzten:

a) Die Grundlage bildete das auch früher angewandte Verfahren der Sektion ungefärbter Objekte in Alkohol. Die Fliegen wurden aus Alkohol entnommen und nach oberflächlichem Antrocknen in einem Porzellanschälchen mit Kerzenwachs oder einer Paraffin-Bienenwachs-Mischung durch Anschmelzen an der Oberfläche festgelegt. Ein dunkel gefärbtes Wachs oder Paraffin, vor dem sich die weißen Muskeln gut abheben, bewährt sich als Hintergrund bei der Präparation kleiner Objekte wie *Microphor* am besten. Die Tiere wurden teils in Seitenlage, teils in Bauchlage und teils auf den Kopf gestellt seziert, wodurch sich Ansichten von lateral (linke Hälfte) bzw. medial, dorsal und caudal ergaben. Die Präparation erfolgte bei 125- und 200-facher Vergrößerung; eine Auflichtleuchte mit drehbarer Halterung erleichterte das scharfe Anstrahlen der Muskeln aus wechselnden Richtungen (Zeiss-Stereomikroskop II). Als Präparierwerkzeug dienten feine Pinzetten sowie in Nadelhalter eingespannte Minutienstifte und Rasierklingensplitter, wie sie von Augenärzten verwandt werden; als gut brechende Klinge bewährte sich Tondeo-Cabinet-Normal.

b) Ergänzende Beobachtungen ermöglichte die Untersuchung eosingefärbter Dauerpräparate, die nach dem Vorbild von Mihályi (1936) teils nach vorherigem Bleichen des Skeletts mit Diaphanol, teils aus ungebleichten Objekten hergestellt worden waren, in schrägem Auflicht vor schwarzem Hintergrund, wobei die Muskeln je nach der Richtung, aus der sie angestrahlt wurden, unterschiedlich stark gelbgrün fluoreszierend hervortraten.

c) Für einige der kleinsten Muskeln war mit Hilfe der vorstehend genannten Methoden keine ausreichende Sicherheit über Form, Ursprung und Insertion zu erzielen. Die Untersuchung von Schnittserien war geeignet, diese Lücke zu schließen, und erlaubte auch Aussagen zur histologischen Struktur einiger metathorakaler Muskeln (Unterscheidung des tubulären und des fibrillären Typs in Anlehnung an Pringle 1957). Die Tiere wurden nach Erweichen des Skeletts mit Diaphanol und Einbettung in Paraffin in Sagittal-, Frontal- und Querschnittserien mit 7μ Schnittdicke zerlegt und mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain gefärbt. Für die sorgfältige Ausführung der histologischen Technik danke ich Frau Ch. Große-Streuer.

Von einer eingehenden Untersuchung des Skleritmusters an der Basis der Halteren wurde angesichts der Kleinheit des Objekts und wegen Zeitmangels, der den Abschluß der Arbeiten verlangte, abgesehen. Deshalb kann ich über die Insertionsstellen einiger metathorakaler Muskeln keine so detaillierten Angaben machen, wie sie bei Mickoleit (1962), Bonhag (1949) und Zaka-ur-Rab (1970) für andere Dipteren zu finden sind.

Im Zuge des Vergleichs mit anderen Empidoidea ergab sich die Notwendigkeit von Nachuntersuchungen an einzelnen der 1971 behandelten Arten. Für das Studium des Skeletts standen noch die damals angefertigten Mazerationspräparate zur Verfügung. Stichprobenuntersuchungen zur Muskulatur (Sektion) wurden an *Argyra auricollis* (Meigen) ♀, *Sciapus platypterus* (Fabricius) ♀ (Dolichopodidae), *Empis borealis* Linné ♂ (Empididae), *Hybos grossipes* (Linné) ♀ und *Trichinomyia flavipes* (Meigen) ♂ (Hybotidae) vorgenommen.

Zu den Abbildungen

Allen Abbildungen liegen Männchen von *Microphor holosericeus* zugrunde. Die Darstellungsweise entspricht weitgehend derjenigen in meiner früheren Arbeit. Bei den Außenansichten (Abb. 1 und 2) sind Sklerite weiß, Membranen punktiert wiedergegeben. Bei den Innenansichten (Abb. 3—20) gilt dies für die Innenflächen der Cuticula; soweit Außenflächen sichtbar sind, sind diese durch Schraffur kenntlich gemacht, mit zusätzlicher Punktierung im Bereich der Membranen. Firstlinien von Leisten und Anschnitte oder Bruchkanten der Cuticula sind als dicke Linien hervorgehoben, größere Schnittflächen in voller Ausdehnung schwarz wiedergegeben. Borsten und Haare sind nicht eingezeichnet.

Abkürzungen:

aaes2 vorderes Anamesepisternum (Anamesepisternum, Ulrich 1971, Ahmed)
aba2 vorderes Basalare (Mesothorax)
acn1—2 Antecostalnaht Pro-/Mesonotum (partim = postpronotal suture, Ahmed)
aesl2 Anepisternalleiste (Mesothorax) (hintere Anepisternalleiste, Ulrich 1971)
aesl3 Anepisternalleiste (Metathorax)
aesn2 Anepisternalnaht (Mesothorax) (anapleural suture, Matsuda; hintere Anepisternalnaht, Ulrich 1971)
aesn3 Anepisternalnaht (Metathorax)
an1 Antepronotum (acrotergite 2 + anterior pronotum, Matsuda; Antepronotum [= Collare] + Anaproepisternum, Ulrich 1971)
an3 Alinotum (Metathorax) (Metascutum, Ahmed)
anl Antepronotalleiste (von Ulrich 1971 als Grenze zwischen Antepronotum und Anaproepisternum gedeutet)
ann Antepronotalnaht (s. unter anl)
ast vorderes Thorakalstigma
ath2 vorderer Tergalhebel (Mesothorax) (anterior notal wing process, Matsuda; suralare and anterior notal wing process, Ahmed)
avc vorderes ventrales Cervikalsklerit (erstes ventrales Cervicale, Ulrich 1971; crescentic ventral cervical sclerite, Ahmed)
ba3 Basalare (Metathorax)
baa2 Basalarapodem (Mesothorax)
baa3 Basalarapodem (Metathorax)
basp Basalarspalt (Mesothorax)
bc1 Basicosta der Procoxa

bs1	Probasisternum
co	Cornicula (zweites ventrales Cervicale, Ulrich 1971)
cx1	Procoxa
cx2	Mesocoxa
cx3	Metacoxa
cxg1	Hüftgelenk (Prothorax) (pleurales Hüftgelenk, Ulrich 1971; coxopleural articulation, Ahmed)
dc	Dorsocervicale (dorsales Cervicale, Ulrich 1971)
dcxg2	dorsales Hüftgelenk (Mesothorax) (pleurales Hüftgelenk, Ulrich 1971; coxopleural articulation, Ahmed)
dcxg3	dorsales Hüftgelenk (Metathorax) (pleurales Hüftgelenk, Ulrich 1971; coxopleural articulation, Ahmed)
dem2	dorsales Mesepimerum (Anamesepimerum, Ulrich 1971, Ahmed)
des3	dorsales Metepisternum
dpla2	dorsaler Mesopleuralarm
dpla3	dorsaler Metapleuralarm
em1	Proepimerum
em3	Metepimerum
es1	Proepisternum (Kataproepisternum, Ulrich 1971)
f	Flügel
fs1	Profurcasternum (Prosternellum, Ulrich 1971)
h	Haltere
hpa	Humeropraescutalapodem (anterior prescutoscutal arm, Ahmed)
icxn	Intercoxalnaht
ihpa	äußere Spur (Invaginationsspalt) des Humeropraescutalapodems
il1—2	Intersegmentalleiste Pro-/Mesopleuron (Pleuralleiste [partim] + vordere Anepisternalleiste, Ulrich 1971)
il2—3	Intersegmentalleiste Meso-/Metapleuron
in1—2	Intersegmentalnaht Pro-/Mesopleuron (Pleuralnaht [partim] + vordere Anepisternalnaht, Ulrich 1971)
in2—3	Intersegmentalnaht Meso-/Metapleuron
kes2	Katamesepisternum
ks	Kehlsack
1lc	erstes Laterocervicale (anterior or anterocervicale, Ahmed)
2lc	zweites Laterocervicale (lateral or laterocervicale, Ahmed)
lph1—2	laterales Phragma Pro-/Mesonotum (postpronotal ridge, Ahmed)
m2	Mesomeron
mc1	Merocosta der Procoxa
mph1—2	medianes Phragma Pro-/Mesonotum (prephragma, Ahmed)
na3	Metanotalapodem
npsp	Notopleuralspalt (Mesothorax)
paes2	hinteres Anamesepisternum (pleuraler Flügelgelenkfortsatz, Ulrich 1971, Ahmed)
pba2	hinteres Basalare (Mesothorax)
pc	Postcervicale
pcl	Postcervikalleiste
pcx2	Postcoxalmembran (Mesothorax)
pcxl2	Paracoxalleiste (Mesothorax)
pcxn2	Paracoxalnaht (Mesothorax)
pes2	Praemesepisternum (Katamesepisternum + Praecoxale, Ulrich 1971)
ph2—3	Phragma Meso-/Metanotum (postphragma, Ahmed)
pla1	Propleuralarm
plgf2	pleuraler Flügelgelenkfortsatz

plgf3 pleuraler Halterengelenkfortsatz
pll2 Mesopleuralleiste
pll3 Metapleuralleiste
pln1 Propleuralnaht
pln2 Mesopleuralnaht
pln3 Metapleuralnaht
plsn1 Pleurosternalnaht (Prothorax)
plsn2? Pleurosternalnaht (Mesothorax)?
pn1 Postpronotum (= Humeralcallus) (posterior pronotum, Matsuda)
pn2 Postnotum (Mesothorax) (mediotergite + laterotergite, Ahmed)
pn3 Postnotum (Metathorax)
pnl Postnotalleiste (Mesothorax) (laterotergal ridge, Ahmed)
pocl Postoccipitalleiste
praa Praealarapodem (posterior prescutoscutal arm, Ahmed; prealar apophysis, Owen)
prcx3 Praecoxale (Metathorax)
1prl erste Praecoxalleiste (Leiste 1.L, Ulrich 1971)
3prl dritte Praecoxalleiste (Leiste 3.L, Ulrich 1971)
psc Praescutum (Mesothorax)
pscl Praescutalleiste (prescutoscutal ridge, Ahmed)
pscn Praescutalnaht (prescutoscutal suture, Ahmed)
pst hinteres Thorakalstigma
1pt2 erstes Pterale (Mesothorax)
ptgf2 hinterer tergaler Flügelgelenkfortsatz
pth2 hinterer Tergalhebel (Mesothorax) (postmedian notal wing process, Matsuda; median notal wing process, Ahmed)
s2? Mesosternum (Basisternum + Furcasternum)?
s3? Metasternum (Basisternum + Furcasternum)?
sI erstes Abdominalsternit
sa1 Prosternalapophyse
sa2 Mesosternalapophyse
sa3 Metasternalapophyse
sba2 Subalare (Mesothorax)
sba3 Subalare (Metathorax)
sc1 Sternocosta (Prothorax)
sca Scutalapodem (tergal apodeme, Ahmed)
scn1 Sternocostalnaht (Prothorax)
se Sella (drittes ventrales Cervicale + Praesternum, Ulrich 1971; Praesternum, Marina & Negrobov)
sg1 Prosternalgrat
sg2 Mesosternalgrat (longitudinal median ridge, Ahmed)
sg3 Metasternalgrat (longitudinal median ridge, Ahmed)
sl sekundäres Scutellum (Teil des Scutellum hinter der Transscutellarnaht) (Mesothorax)
teml Transepimeralleiste (Mesothorax) (Anepimeralleiste, Ulrich 1971, Ahmed)
temn Transepimeralnaht (Mesothorax) (Anepimeralnaht, Ulrich 1971, Ahmed)
tn1? Trochantinus (Prothorax)?
tnl Transpronotalleiste (Leiste L 16a, Ulrich 1971; episternal apophysis, Owen)
tnn Transpronotalnaht (posterior transnotal suture, Matsuda)
tscl Transscutalleiste (Intrascutalquerleiste, Ulrich 1971; anterior trans-scutal ridge, Ahmed)
tscn Transscutalnaht (lateral parapsidal suture, Matsuda; Intrascutalquernaht, Ulrich 1971; anterior trans-scutal suture, Ahmed)

tsln	Transscutellarnaht
tsp	Tergalspalt (Mesothorax)
tt	Tentorium
vcxg2	ventrales Hüftgelenk (Mesothorax) (sternales Hüftgelenk, Ulrich 1971)
vcxg3	ventrales Hüftgelenk (Metathorax) (sternales Hüftgelenk, Ulrich 1971)
vem2	ventrales Mesepimerum (Katamesepimerum, Ulrich 1971, Ahmed)
ves3	ventrales Metepisternum
vpla2	ventraler Mesopleuralarm
vpla3	ventraler Metapleuralarm
1—53	Muskeln und Muskelansatzstellen

Skelett

Die Gestalt der Skelettstrukturen ist aus den Abbildungen ersichtlich. Eine breit angelegte Beschreibung des Skeletts erübrigt sich daher, zumal sie zu einem großen Teil in der Wiederholung bekannter Tatsachen bestehen würde. Im Text soll deshalb nur auf solche Strukturen eingegangen werden, in denen *Microphor* sich von einem Teil der 1971 behandelten Empidoidea unterscheidet und von denen mir ein Beitrag zur Rekonstruktion der Phylogenese der Gruppe zu erwarten scheint.

Die angewandte Terminologie geht ebenfalls aus den Abbildungen hervor. Sie weicht teilweise von der meiner früheren Arbeit ab, um den Beiträgen Matsudas (1970) und Ahmeds (1982) zur Homologie der Teile Rechnung zu tragen. Zum Vergleich der verschiedenen Terminologien kann das Verzeichnis der Abbildungen herangezogen werden.

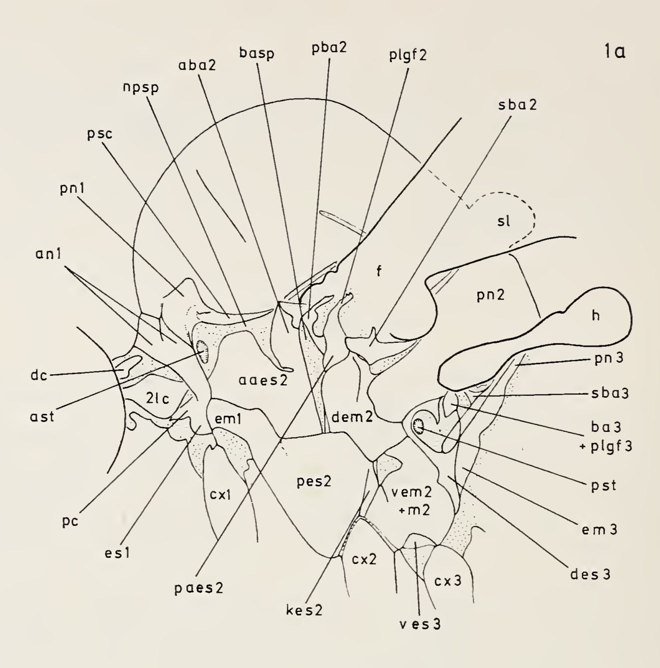
Halsregion

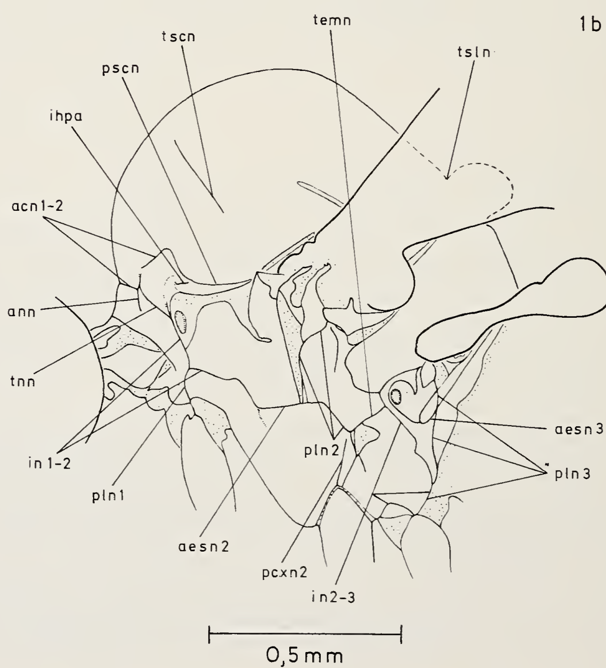
Außenansicht lateral: Abb. 1; ventral: Abb. 2
Innenansicht medial: Abb. 3; caudal: Abb. 4; dorsal: Abb. 13

Bei *Microphor* finden sich fünf paarige und zwei unpaare Cervikalsklerite, die mit den 1971 beschriebenen Skleriten anderer Empidoidea homologisiert werden können: erstes (1lc) und zweites Laterocervicale (2lc), Postcervicale (pc), Dorsocervicale (dc), vorderes ventrales Cervikalsklerit (avc, unpaar), Cornicula (co) (1971 als zweites ventrales Cervicale bezeichnet) und Sella (se, unpaar) (drittes ventrales Cervicale + Praesternum des Prothorax).

Am Postcervicale ist wie bei *Empis* eine Postcervikalleiste (pcl) ausgebildet, an der ein Teil der Fasern von Muskel 4 entspringt. Nach dem Skelett zu urteilen, scheinen bei *Atelestus* gleichartige Verhältnisse zu herrschen. Dies spricht für die 1971 geäußerte Vermutung, daß Leiste und Muskelansatz am Postcervicale zum Grundplan der Empidoidea gehören.

Das vordere ventrale Cervikalsklerit liegt als Querstreifen in der Einschnürung hinter einer sackartigen Vorwölbung der Halsmembran (Kehlsack, ks). Nach seiner Lage zu den Laterocervicalia und am Grund einer Querfurche scheint es


1a
aba2
basp
pba2
plgf2
npsp
sba2
psc
pn1
sl
an1
f
pn2
h
pn3
dc
aaes2
sba3
2lc
ast
em1
dem2
ba3
+plgf3
pes2
pst
cx1
vem2
+m2
pc
em3
es1
cx2
des3
cx3
paes2
kes2
ves3


1b
temn
tscn
tsln
pscn
ihpa
acn1-2
ann
tnn
aesn3
pln2
pln3
in 1-2
pln1
aesn2
pcxn2
in2-3
0,5 mm

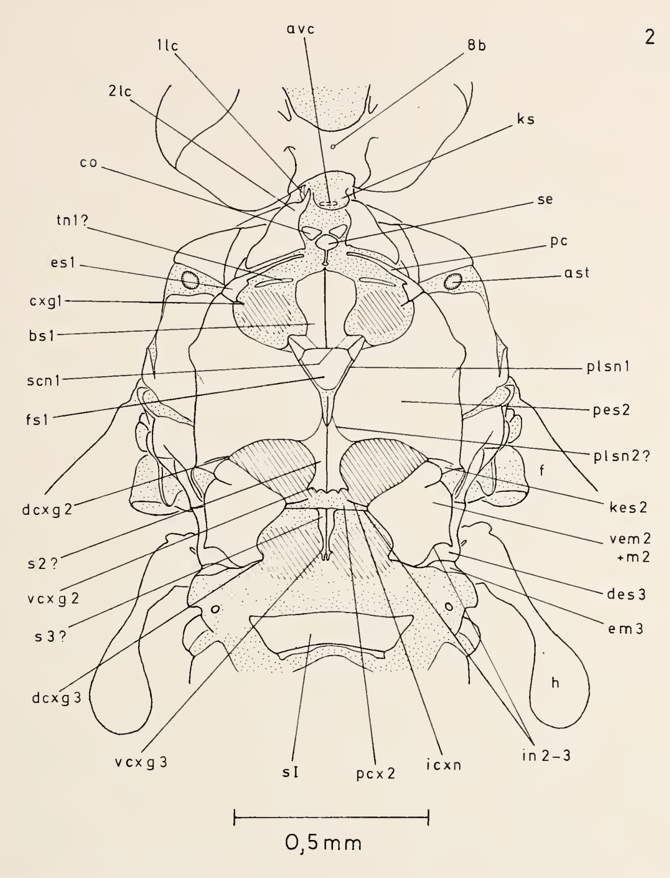


Abb. 2: Außenansicht ventral. Beine einschließlich der Hüften entfernt (schraffierte Flächen).

dem unpaaren Sklerit der Dolichopodiden homolog zu sein, das als „erstes ventrales Cervicale" beschrieben wurde. Allerdings haben die Dolichopodiden anstelle eines Kehlsacks zwei hintereinander liegende Querfalten, die durch eine Einschnürung voneinander getrennt sind (s. Ulrich 1971, Fig. 18). Das Sklerit von *Microphor* ist schwächer entwickelt: es ist weniger stark sklerotisiert, reicht nicht so weit laterad und ist dementsprechend seitlich nicht aufgebogen. Die Übereinstimmungen gehen nicht so weit, daß von einer zweifelsfreien Synapomorphie gesprochen werden könnte. Da kein Bezug zur Muskulatur besteht, handelt es sich um eine einfache Bildung, die auch mehrmals in Parallelentwicklung entstanden sein kann. Immerhin kann man sich vorstellen, daß die Evolution der Dolichopodiden ein Stadium durchlaufen hat, das dem Bild von *Micro-*

Abb. 1: Außenansicht von links, mit Feldern (a) und Nähten (b).

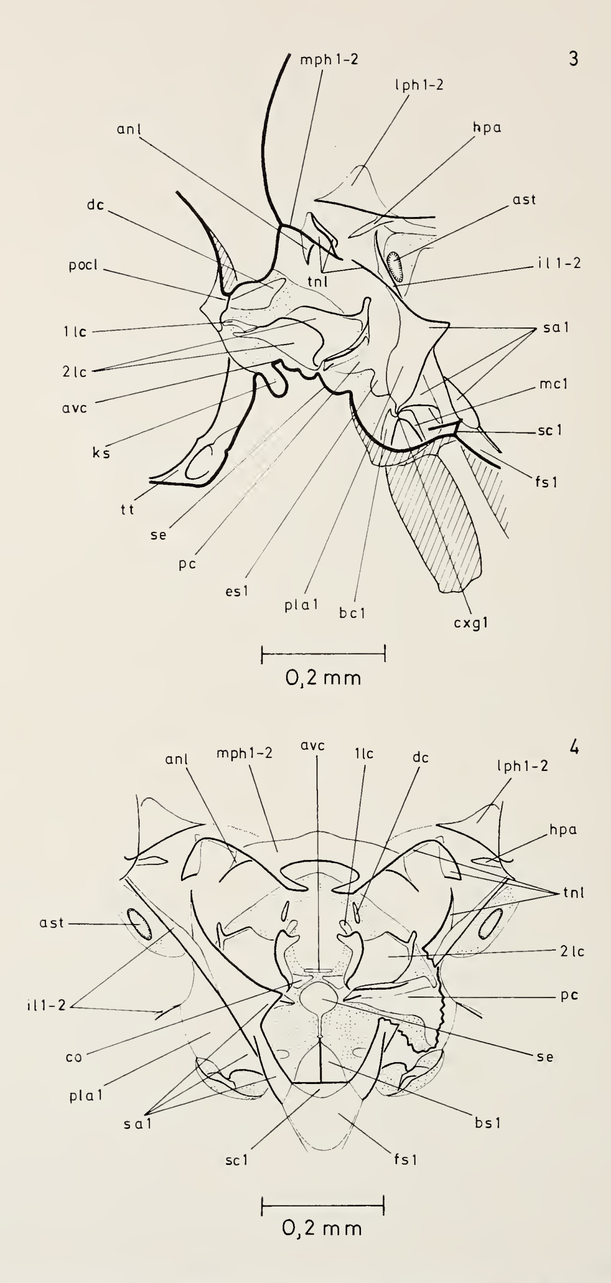


Abb. 3—4: Innenansichten von Hals- und Prothorakalskelett. — 3: Rechte Hälfte ohne Sternalgrat, von links (vgl. Abb. 6). — 4: Caudalansicht; aus dem Innenskelett ist rechts ein Stück herausgebrochen.

phor gleicht. Die weitere Entwicklung hätte dann zu stärkerer Sklerotisierung, einer Vergrößerung des Sklerits vor allem in Lateralrichtung und einer Teilung des Kehlsacks durch eine weitere Querfurche geführt.

Unter den übrigen Empidoidea wurde in ähnlicher Lage nur bei *Wiedemannia* ein Sklerit gefunden (s. Ulrich 1971, Fig. 26). Dieses ist in die Rückwand des Kehlsacks eingelagert, besteht aus einem Bogen und einem Längsstreifen und hat somit insgesamt eine Anker- oder Pfeilform. Der Kehlsack von *Wiedemannia* scheint dem von *Microphor* homolog zu sein und wurde wohl vom Grundplan der Empidoidea übernommen. Demnach hat das Sklerit bei beiden verschiedene Lage, bei *Wiedemannia* weiter vorn, was gegen Homologie der Sklerite und eher für Konvergenz spricht. Eine offensichtlich konvergente Bildung, noch weiter cranial gelegen, findet sich bei *Platypeza* (Cyclorrhapha), wo eine Skleritspange in Form eines dorsal offenen Halbrings den Äquator des Kehlsacks versteift.

Die Sella ist ähnlich gestaltet wie bei *Empis* und entspricht in ihrer Form vermutlich dem Grundplan der Empidoidea. Ihr vorderer Abschnitt ist breit und trägt das paarige Sinnesorgan. Im Bereich des schmal streifenförmigen hinteren Abschnitts setzt seitlich Muskel 10 an.

Bei den Dolichopodiden ist die Form der Sella nach Marina & Negrobov (1980) sehr variabel (s. dort Abb. 3, 1—4). Danach ähnelt sie bei *Sciapus albifrons* noch dem mutmaßlichen Grundplan der Empidoidea, unterscheidet sich aber dadurch, daß das Ende des hinteren Abschnitts stark in die Breite gezogen ist. Bei *Sciapus platypterus* und bei anderen Dolichopodidengattungen ist die hintere Verbreiterung stärker entwickelt. Nach den Feststellungen der genannten Autoren bleibt median eine schmale Verbindung zwischen dem vorderen Abschnitt und der hinteren Verbreiterung bestehen; Nachuntersuchungen an verschiedenen Dolichopodiden (*Argyra*, *Hydrophorus*, *Medetera*, *Sciapus platypterus*) bestätigen dies[2]). Die starke Verbreiterung am Ende des hinteren Abschnitts, die im einzelnen unterschiedlich gestaltet sein kann, aber immer durch einen schmalen Stiel oder eine Einkerbung gegen den vorderen Abschnitt abgesetzt ist, ist offenbar eine Synapomorphie der Dolichopodiden. Soweit bei anderen Empidoidea (z. B. *Wiedemannia*) ähnliche Verhältnisse gegeben sind, muß mit Konvergenz gerechnet werden.

Prothorax und nachfolgende Intersegmentalregion

Außenansicht lateral: Abb. 1; ventral: Abb. 2
Innenansicht medial: Abb. 3, 5, 6; caudal: Abb. 4

Basisternum (bs1) und Episternum (es1) sind durch eine breite Membran getrennt, in der ein schmal streifenförmiges isoliertes Sklerit liegt (tn1?). Eine

[2]) Meine Aussage (1971), nach der zwei getrennte Sklerite vorliegen sollen, ist demnach zu berichtigen. Ein gesondertes hinteres Sklerit wird durch die hintere Verbreiterung, die mit dunklerer Färbung verbunden sein kann, nur vorgetäuscht.

Praecoxalbrücke, wie sie bei einem Teil der Empididen (aber nicht im Grundplan), den Tachydromiinen und den Dolichopodiden zu finden ist, ist demnach nicht ausgebildet. *Microphor* stimmt darin mit dem mutmaßlichen Grundplan der Empidoidea und (nach Matsuda 1970) der Dipteren überein. Das isolierte Sklerit findet sich auch bei *Trichopeza* (Empididae) und *Hybos* und gehört demnach vielleicht ebenfalls zum Grundplan. Seine Homologie ist unklar (Trochantinus?).

Matsuda rechnet die Membran dem Bereich des Katepisternum (katepisternal area) zu. Der hier als Episternum bezeichnete Skleritbezirk („Katepisternum" bei Ulrich 1971) würde danach ganz oder großenteils dem Anepisternum entsprechen. Was ich als Anepisternum ansah, gehört nach Matsuda zum Antenotum. Die Leiste, an der Muskel 16a entspringt (L 16a in meiner früheren Arbeit) und bei der ich die Grenze zwischen Pleuron und Postnotum vermutete, bezeichnet er folgerichtig als Transnotalleiste. Zur Homologie der genannten Teile, die nur im Vergleich mit Nematoceren zu klären ist, kann ich gegenwärtig nichts beitragen; ich folge daher der Auffassung und Terminologie Matsudas, der sich auch Ahmed (1982) anschließt.

Das mediane Phragma Pro-/Mesonotum (mph1—2) ähnelt in seiner Gesamtform dem vom *Empis* (Symplesiomorphie?), mit stark entwickelten, weit auseinander liegenden Hörnern und schräg ansteigenden Seitenflügeln (vgl. Ahmed 1982, Fig. 69a; für die Dolichopodiden s. dagegen Ulrich 1971, Fig. 22, Marina & Negrobov 1977, Fig. 5—8, und Ahmed 1982, Fig. 74). Seitlich setzt es sich aber, wie bei den Dolichopodiden, unmittelbar in die Transnotalleiste (tnl) fort, während diese bei *Empis* vor dem Ende des Seitenflügels im Winkel abzweigt (in der Abbildung Ahmeds ist ihre Basis als Linie eingezeichnet). Infolge des stufenlosen Übergangs vom Seitenflügel des Phragmas in die Transnotalleiste ist nicht zu erkennen, wo die Grenze zwischen beiden liegt. Wenn im folgenden von einem aufsteigenden und einem absteigenden Ast der Transnotalleiste gesprochen wird, soll damit nicht ausgeschlossen werden, daß der aufsteigende Ast vielleicht ganz oder teilweise zum Phragma gehört. Mit einer scharfen Umbiegung geht der aufsteigende in den absteigenden Ast über; auch hierin gleicht *Microphor* den Dolichopodiden. Er unterscheidet sich von diesen aber, indem der absteigende Ast abrupt abbricht und sich erst nach einer Unterbrechung als Leiste fortsetzt, die zum Verschmelzungsprodukt von Pleuralarm und Sternalapophyse zieht.

Bei den übrigen Empidoidea sind unterschiedliche Verhältnisse anzutreffen. Vielfach entsteht der Eindruck, daß das mediane Phragma sich, wenn auch mit Unterbrechung, in das laterale Phragma fortsetzt. Die Transnotalleiste erscheint teils als mehr oder weniger geradlinige Fortsetzung des medianen Phragmas, teils als Abzweigung, die ihrerseits weiter medial oder weiter lateral liegen kann. Bei keiner der untersuchten Gattungen ist das Bild dem der Dolichopodiden so ähnlich wie bei *Microphor*, was den Gedanken an eine Synapomorphie der beiden Gruppen nahelegt. Dabei muß aber der Vorbehalt gemacht werden, daß die Abwandlungen des Phragmas und der Transnotalleiste nur schwer objektiv zu fassen sind und ihre Abhängigkeit von Gestalt- und Größenunterschieden

benachbarter Bezirke noch nicht genügend durchschaut wird. Die Transnotalleiste ist innerhalb der Empidoidea unterschiedlich stark entwickelt. Bei *Microphor* und den Dolichopodiden kommt sie einer gleichmäßigen Leistenform am nächsten. Bei *Trichopeza* und *Atelestus* bildet sie nur einen schwachen Wulst, dessen Verlauf als dunkle Linie mehr oder weniger weit verfolgt werden kann. Bei *Chelifera* ist sie nicht einmal als Spur zu erkennen. Bei *Hybos* und *Ocydromia* bildet sie eine kurze, bald nach ihrer Abzweigung verstreichende Leiste. Bei *Empis*, *Wiedemannia* und *Brachystoma* ist sie phragmaartig verbreitert. Eine extreme Breitenentwicklung hat sie bei *Lonchoptera* (Cyclorrhapha) erfahren, wo sie ein ausgedehntes Phragma bildet, das weiter dorsad reicht als das laterale Phragma Pro-/Mesonotum und dieses in Medialansicht teilweise verdeckt. Die unterschiedliche Ausprägung der Transnotalleiste hängt sicher mit ihrer Funktion als Muskelansatzfläche zusammen. Es ist zur Zeit nicht bekannt, ob der Muskel bei schwach entwickelter oder fehlender Leiste reduziert ist, oder ob er in diesen Fällen teilweise oder ganz an der Außenwand des Antenotum entspringt.

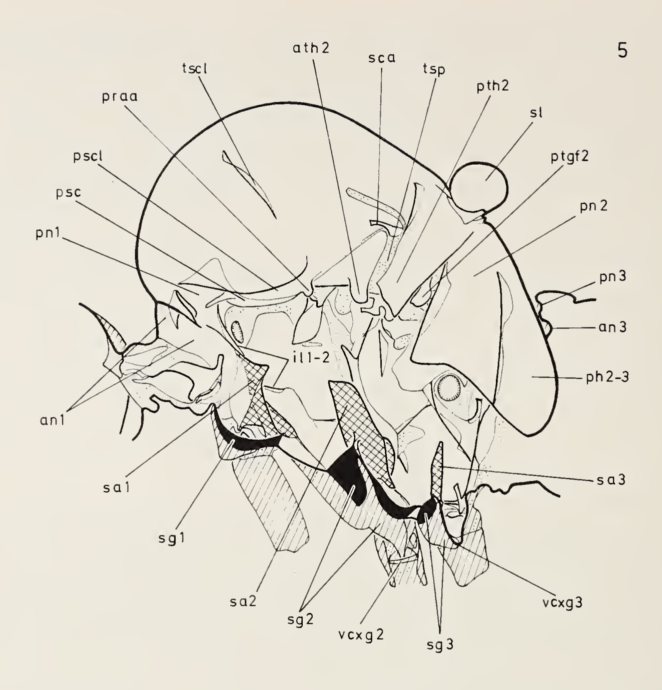
Matsuda deutet das Collare als Akrotergit des Mesothorax. Der Verlauf der Transnotalleiste, die sich medial mit dem medianen Phragma vereinigt, deutet aber eher darauf hin, daß die hinter der Leiste gelegenen Teile reduziert sind. Betrachtet man die Leiste als Grenze zwischen Ante- und Postnotum, so muß das vor ihr gelegene Collare dem Antenotum angehören. Zwar kann die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, daß die Transnotalleiste, als Muskelursprungsfläche funktionsabhängig, von ihrem ursprünglichen Verlauf abgewichen ist, aber die konstante Beziehung der Leiste zum medianen Phragma, bei sehr unterschiedlicher Breitenentwicklung, läßt eher vermuten, daß eine Vergrößerung des Muskels nur zu einer Verbreiterung der Leiste und nicht zu einer Verlagerung ihrer Basis führt. Der Muskel gehört zum Prothorax und nicht zur Intersegmentalregion; auch dies spricht dafür, die Leiste und die cranial anschließende Fläche dem Prothorax zuzurechnen. Ich stimme daher mit Ahmed (1982) überein, der der Deutung des Collare als Akrotergit widerspricht.

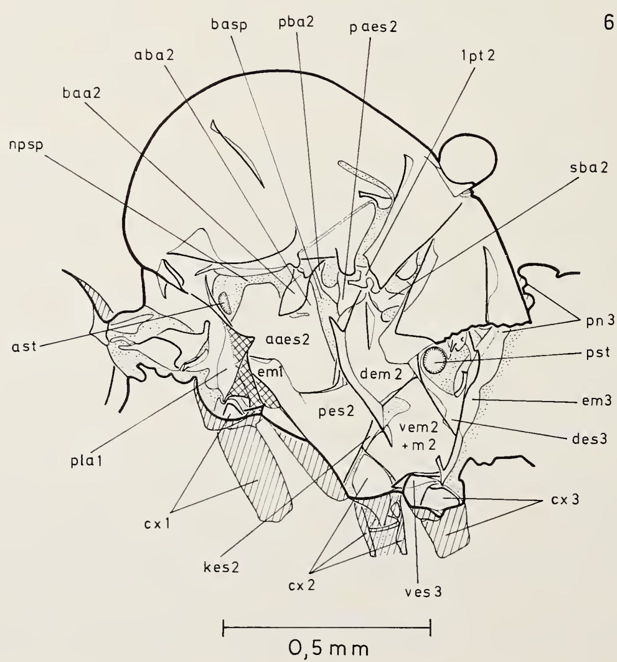
Am Caudalwinkel des Humeralcallus, vielleicht die Grenze zwischen Postpronotum (pn1) und Mesopraescutum (psc) markierend, ist ein stabförmiges Apodem eingefaltet, das als Humeropraescutalapodem (hpa) bezeichnet werden soll. Es dient zwei Muskeln, 2 und 20, als Ursprungsfläche für einen Teil ihrer Fasern. Bei *Empis* findet sich ein ähnliches, wenn auch mehr dreieckig lamellenförmiges Apodem[3]), an dem die gleichen Muskeln ansetzen. Auf Grund dieser Übereinstimmung und der gleichen Einfaltungsstelle können die Apodeme von *Empis* und *Microphor* miteinander homologisiert werden. Für Apodeme in entsprechender Lage bei *Trichopeza*, *Hybos*, *Trichinomyia*, *Atelestus* und auch *Rhagio* (nachuntersucht) sind, nach dem Skelett zu urteilen, gleichartige Beziehungen zur Muskulatur zu vermuten. Offenbar ist das Humeropraescutalapodem bei den Brachyceren weit verbreitet (Ahmed 1982, anterior prescutoscutal arm).

Bei den darauf untersuchten Dolichopodiden (*Argyra*, *Hydrophorus*, *Dolichopus*, *Neurigona*, *Medetera*, *Sciapus*) sind offenbar ursprünglich zwei schwach

---

[3]) s. Ulrich 1971 unter Muskel 2, dort fälschlich als Derivat der Praescutalleiste gedeutet (nachuntersucht)


5
ath2
sca
tsp
tscl
pth2
praa
sl
ptgf2
pscl
psc
pn2
pn1
pn3
an3
il1-2
ph2-3
an1
sa3
sa1
sg1
vcxg3
sa2
sg2
vcxg2
sg3


6
basp
pba2
paes2
aba2
1pt2
baa2
npsp
sba2
pn3
ast
aaes2
pst
em1
dem2
em3
pes2
vem2
+m2
des3
pla1
cx3
cx1
kes2
cx2
ves3
0,5 mm

entwickelte Apodeme vorhanden, die in unterschiedlichem Maße reduziert sein können, so daß manchmal nur eines von beiden ausgebildet ist: ein dorsales, von der Außenwand eingefaltetes, an dem Muskel 2 entspringt, und ein ventrales, das der Praescutalleiste anliegt, vermutlich von dieser ausgeht und den vordersten Fasern von Muskel 20 als Ursprungsfläche dient (s. Ulrich 1971, Fig. 16 und 27). Das Praescutum ist in seiner Ausdehnung reduziert, die Praescutalleiste gut entwickelt. Nach den obigen Feststellungen muß angenommen werden, daß die Befunde von *Microphor* und *Empis* den plesiomorphen Ausgangszustand nicht nur für die Empidoidea widerspiegeln, während die Verhältnisse bei den Dolichopodiden apomorph sind. Offen bleibt, ob die beiden Apodeme der Dolichopodiden durch Teilung des Humeropraescutalapodems entstanden sind, oder ob eines oder beide eine Neubildung verkörpern. Unabhängig davon dürfte es vertretbar sein, das dorsale Apodem als Humeral-, das ventrale als Praescutalapodem zu bezeichnen.

Meso- und Metathorax

Außenansicht lateral: Abb. 1; ventral: Abb. 2
Innenansicht medial: Abb. 5—7; caudal: Abb. 8

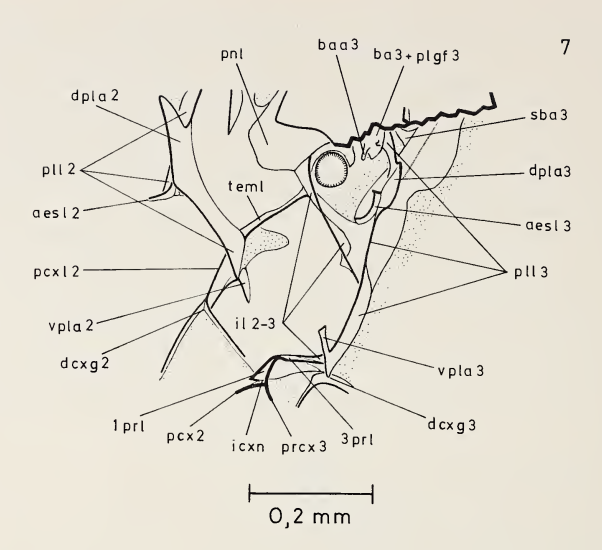
Das vordere Thorakalstigma (ast) ist rings von Membran umgeben. Ob ein membranöses Stigmenfeld innerhalb der Empidoidea plesiomorph oder apomorph ist, ist noch offen.

Das Mesoscutum ist in seinem posteromedialen Bereich, caudal vom Ansatz des medialen dorsalen Längsmuskels (17), abgeflacht. Dies scheint dem Grundplan der Empididen und Hybotiden, vielleicht auch der Empidoidea, zu entsprechen.

Der vor der Transscutellarnaht (tsln) gelegene Teil des primären Scutellum ist gegen das Scutum nicht abgesetzt, ein Querwulst, wie er bei einigen Dolichopodidengattungen (und *Atelestus*) festgestellt wurde, fehlt daher ebenso wie bei den untersuchten Empididen und Hybotiden. Die Wulstbildung wurde 1971 damit erklärt, daß die Scutoscutellarnaht (V-Naht) im Grundplan der Empidoidea als Einsenkung am Vorderrand des Wulstes noch erhalten sei. Ist dies richtig, so ist ihr Fehlen apomorph, und die Übereinstimmung von *Microphor* mit den Empididen und Hybotiden kann auf Synapomorphie beruhen. Konvergenz kann aber für dieses Merkmal ebenso wenig ausgeschlossen werden wie für die Abflachung des Scutum, mit der es im Zusammenhang zu stehen scheint.

Das Postnotum des Mesothorax (pn2) ist gleichmäßig gewölbt, ein Postscutellum (Subscutellum, Ahmed 1982) ist nicht entwickelt. Hierin stimmt *Microphor*

Abb. 5—6: Skelett der rechten Körperhälfte in Innenansicht von links. Sternalapophysen kreuzschraffiert (Abgrenzung gegen den Pleuralarm im Prothorax unsicher). — 5: Schnittführung in der Medianebene. — 6: Prosternalgrat, Meso- und Metafurca sowie der größte Teil des Phragmas Meso-/Metanotum entfernt, im übrigen wie Abb. 5.



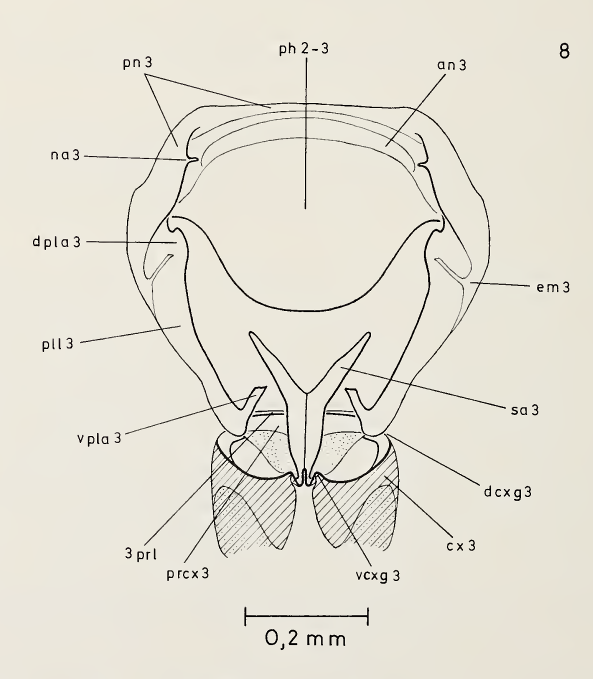


Abb. 7: Hinterer Teil der rechten Pleuralregion, Skelett in Innenansicht von links (vgl. Abb. 6).

Abb. 8: Skelett des Metathorax in caudaler Innenansicht.

mit dem mutmaßlichen Grundplan der Empidoidea überein.

Das Mesomeron (m2) reicht caudad bis zur Metapleuralnaht (pln3) und teilt das Metepisternum in einen dorsalen und einen ventralen Teil (des3 und ves3), ein Merkmal, das 1971 mit Vorbehalten als Synapomorphie der Empidoidea gewertet wurde. Der ventrale Teil ist klein, wie bei den Empididen und Hybotiden. Er wird caudad niedriger und erreicht mit seiner Caudalspitze kaum die Metapleuralnaht und das Hüftgelenk; das Bild ist dem von *Hybos* und *Ocydromia* ähnlich (vgl. Fig. 7 und 8 bei Ulrich 1971), und es erhebt sich die Frage, ob diese Ähnlichkeit auf Symplesiomorphie, Synapomorphie oder Konvergenz beruht. Ist es Symplesiomorphie und entspricht dieser Zustand dem Grundplan der Empidoidea, so muß das viel größere ventrale Episternum der Dolichopodiden aus ihm abgeleitet werden. Die Ausbildung bei *Empis* und *Trichopeza* (l.c. Fig. 3 und 4), deren ventrales Episternum zwar klein, caudal aber höher ist als bei *Microphor* — ein Zustand, den ich für primitiv hielt —, wäre dann apomorph und in Konvergenz zu den Dolichopodiden entstanden, sofern man nicht nähere Verwandtschaft mit diesen annimmt. Ist es Synapomorphie, so läßt dies auf nähere Verwandtschaft der Microphoriden und Hybotiden schließen; sollte diese Verwandtschaftsgruppe auch die Dolichopodiden einschließen, so muß deren Metepisternum sich nach einer vorausgegangenen Reduktion wieder vergrößert, also eine Umkehr der Entwicklungsrichtung erfahren haben. In diesem Fall könnten meine früheren Vorstellungen vom Grundplan der Empidoidea zwar beibehalten, aber nicht als Ausgangspunkt für die Evolution der Dolichopodiden angesehen werden. Ist es Konvergenz, die dann auch für die Gesamtform des auffallend hochgewölbten Thorax anzunehmen wäre und mit der Fähigkeit zum Rüttelflug in Verbindung gebracht werden könnte, so bleiben alle Fragen nach den phylogenetischen Beziehungen unter den einzelnen Familien offen, und ein Zustand wie bei *Empis* und *Trichopeza* kann sowohl im Grundplan der Empidoidea als auch bei den unmittelbaren Vorfahren der Microphoriden, der Hybotiden und der Dolichopodiden bestanden haben. Ein abschließendes Urteil in dieser Frage ist zur Zeit noch nicht möglich.

Im ventralen Bereich, zwischen den Mittel- und Hinterhüften, geht vom First der Intersegmentalleiste cranial eine Leiste ab (erste Praecoxalleiste, 1prl), die, von ihrer horizontalen Basis abgesehen, schräg anteroventrad geneigt ist. Median ist sie mit dem Mesosternalgrat verwachsen. Ihre freie Kante ist in ihrer lateralen Hälfte mit der Postcoxalmembran des Mesothorax (pcx2) verwachsen und bildet dadurch eine Naht (Intercoxalnaht, icxn). Eine entsprechende Leiste in gleicher Lage wurde (1971) bei den Empididen, Hybotiden und Dolichopodiden unter der Bezeichnung „1.L" beschrieben und als Derivat des metathorakalen Praecoxale (prcx3) gedeutet, ihr Vorhandensein als Synapomorphie der Empidoidea gewertet.

Auf der Caudalseite des Praecoxale geht eine schmälere Leiste ab (dritte Praecoxalleiste, 3prl), die offenbar der früher beschriebenen Leiste „3.L" von *Empis*

und vermutlich auch der gleichnamigen Bildung der Dolichopodiden homolog ist und mit ihrem lateralen Ende an die Metapleuralleiste (pll3) stößt. Ihre Abzweigung fällt in ihrem medianen Abschnitt mit dem First der Intersegmentalleiste zusammen, so daß sie wie deren caudad umgeschlagene Kante erscheint. Im lateralen Abschnitt erhebt sich der First der Intersegmentalleiste (il2—3) über die Abzweigung und bildet eine freie Kante, die sich zur Einmündung in die Metapleuralleiste aufbiegt. Die Dolichopodiden besitzen noch eine weitere, zweite Praecoxalleiste (2.L, Ulrich 1971), die bei *Microphor* und den untersuchten Empididen und Hybotiden fehlt.

Der Abschnitt der Intersegmentalleiste, der das Mesepimerum und das Mesomeron vom dorsalen Metepisternum trennt, verstreicht in seinem posteroventrad gerichteten Verlauf kurz vor Erreichen der Metapleuralleiste. Beim ♂ setzt er sich aber in einer Linie fort, die auch in Außenansicht bis oder fast bis zur Metapleuralnaht verfolgt werden kann. Beim ♀ ist das als Leiste entwickelte Stück kürzer und der Verlauf der Segmentgrenze im letzten Abschnitt auch nicht als Spur zu erkennen, die Intersegmentalnaht erscheint daher unterbrochen (einziger am Thorakalskelett festgestellter Geschlechtsunterschied).

Dort, wo sie auf das Postmesonotum stößt, hat die Intersegmentalleiste einen ähnlichen Verlauf wie bei *Empis* und *Wiedemannia*, mit caudad gebogener Firstlinie (vgl. Ulrich 1971, Fig. 44 und 45). Eine Taschenbildung wie bei den Dolichopodiden ist nicht entwickelt. Gleichartige Verhältnisse sind bei *Atelestus* gegeben. All dies spricht dafür, den gleichen Verlauf auch für den Grundplan der Empidoidea anzunehmen. Daraus ergibt sich, daß die charakteristische Taschenbildung der Dolichopodiden apomorph ist.

Das Metepimerum ist im ventralen Bereich reduziert und erreicht bei weitem nicht das Hüftgelenk, nicht einmal das untere Ende des dorsalen Episternum. Ähnliche Verhältnisse liegen bei *Ocydromia* vor; bei *Hybos* ist das Metepimerum länger, endet aber noch weit vor dem Hüftgelenk (vgl. Ulrich 1971, Fig. 8 und 7). Bei *Tachypeza* ist es ebenfalls verkürzt, bei *Platypalpus* in voller Länge entwickelt (l.c. Fig. 10, 9). Bei den 1971 abgebildeten Empididen und Dolichopodiden (Fig. 1—6) erreicht es das ventrale Metepisternum und annähernd das Hüftgelenk. Eine starke Verkürzung wie bei *Microphor* dürfte apomorph sein, ist aber vermutlich mehrmals konvergent erfolgt, wie die unterschiedlichen Verhältnisse bei den Hybotiden zeigen.

Die Metapleuralleiste ist in ihrem ventralen Teil verschmälert, der ventrale Metapleuralarm (vpla3) stabförmig ausgebildet. Vergleicht man das Bild von *Microphor* mit dem von *Empis* (Ulrich 1971, Fig. 47), das dem Grundplan der Empidoidea offenbar noch weitgehend entspricht, so entsteht der Eindruck, daß die Verschmälerung die Folge eines breiten Ausschnitts ist, der den Pleuralarm als schmalen Streifen in seiner ursprünglichen Länge stehen ließ. Dafür spricht auch der Befund der Muskulatur (Abb. 19): der an Pleuralleiste und Pleuralarm entspringende Muskel (51) ist in zwei Portionen durchgeteilt, der Spalt zwischen

beiden entspricht dem Ausschnitt am Skelett. Bei den Dolichopodiden sind die Verhältnisse sehr ähnlich, die Pleuralleiste ist aber noch schmäler, der ventrale Pleuralarm noch länger und auffallender stabförmig; zudem ist die laterale Portion des Muskels stark verlängert. Die Übereinstimmung mit *Microphor* geht so weit, daß Synapomorphie angenommen werden muß (weiteres s. unter Muskel 51).

Der dorsale Metapleuralarm (dpla3) bildet eine leicht in Caudalrichtung umgebogene Verbreiterung der Pleuralleiste. Das Bild ähnelt dem von *Empis* (vgl. Ulrich 1971, Fig. 44 und 47) und entspricht wohl dem Grundplan der Empidoidea. Stabform und Längsorientierung, wie bei den Dolichopodiden, sind nicht gegeben.

Am Postmetanotum (pn3) ist jederseits ein kleines, mediad gerichtetes Apodem (na3) entwickelt. Es liegt im Bereich des Ansatzes des dorsalen Muskels (36), also an der gleichen Stelle wie das Metanotalapodem der Dolichopodiden, das aber im Grundplan dieser Familie viel stärker entwickelt, lang stabförmig und caudad gerichtet ist. Ein Apodem an dieser Stelle wurde weder bei Empididen oder Hybotiden noch bei *Atelestus* festgestellt. Demnach scheint hier eine apomorphe Übereinstimmung zu bestehen, die sich auf *Microphor* (Grundplan der Microphoriden?) und die Dolichopodiden beschränkt, und der Gedanke an Synapomorphie drängt sich auf. Es darf aber nicht übersehen werden, daß nur eine teilweise Übereinstimmung besteht, was durch die Untersuchung der Muskulatur bestätigt wird (weiteres s. dort unter den Muskeln 36 und 40).

Muskulatur

Abb. 9—20

Im folgenden werden die Muskeln beschrieben, die im Hals und im Thoraxstamm von *Microphor holosericeus* ♂ gefunden wurden. Die angewandte Reihenfolge ist dieselbe wie bei Ulrich 1971, jeder Muskel trägt die gleiche Nummer wie sein Homologon bei den dort behandelten Arten. Der Name wurde bei einzelnen Muskeln geändert.

Seit 1971 kam ich in den Besitz einiger weiterer Veröffentlichungen zur Thoraxmuskulatur von Dipteren. Es erscheint angebracht, die sich daraus ergebenden Homologiebeziehungen nachzutragen. Die erneute Beschäftigung mit den Arbeiten von Bonhag (1949), Mickoleit (1962) und Smart (1959) unter Berücksichtigung der Befunde an *Microphor* veranlaßte mich, meine früheren Vorstellungen zur Homologie einzelner Muskeln zu ändern. Deshalb soll hier erneut im Anschluß an die Beschreibung jedes Muskels eine Liste homologer Muskeln aus der Literatur gegeben werden, in die auch die Angaben der oben genannten Autoren aufgenommen sind. Einige weitere Arbeiten, die mir diesmal nicht rechtzeitig zur Fertigstellung des Manuskripts vorlagen (Maki 1938, Miller 1950, Ritter 1911, Zalokar 1947), sind dabei nicht berücksichtigt; diesbezügliche Hinweise können meiner früheren Darstellung entnommen werden. Die berücksichtigten Angaben betreffen die folgenden Objekte:

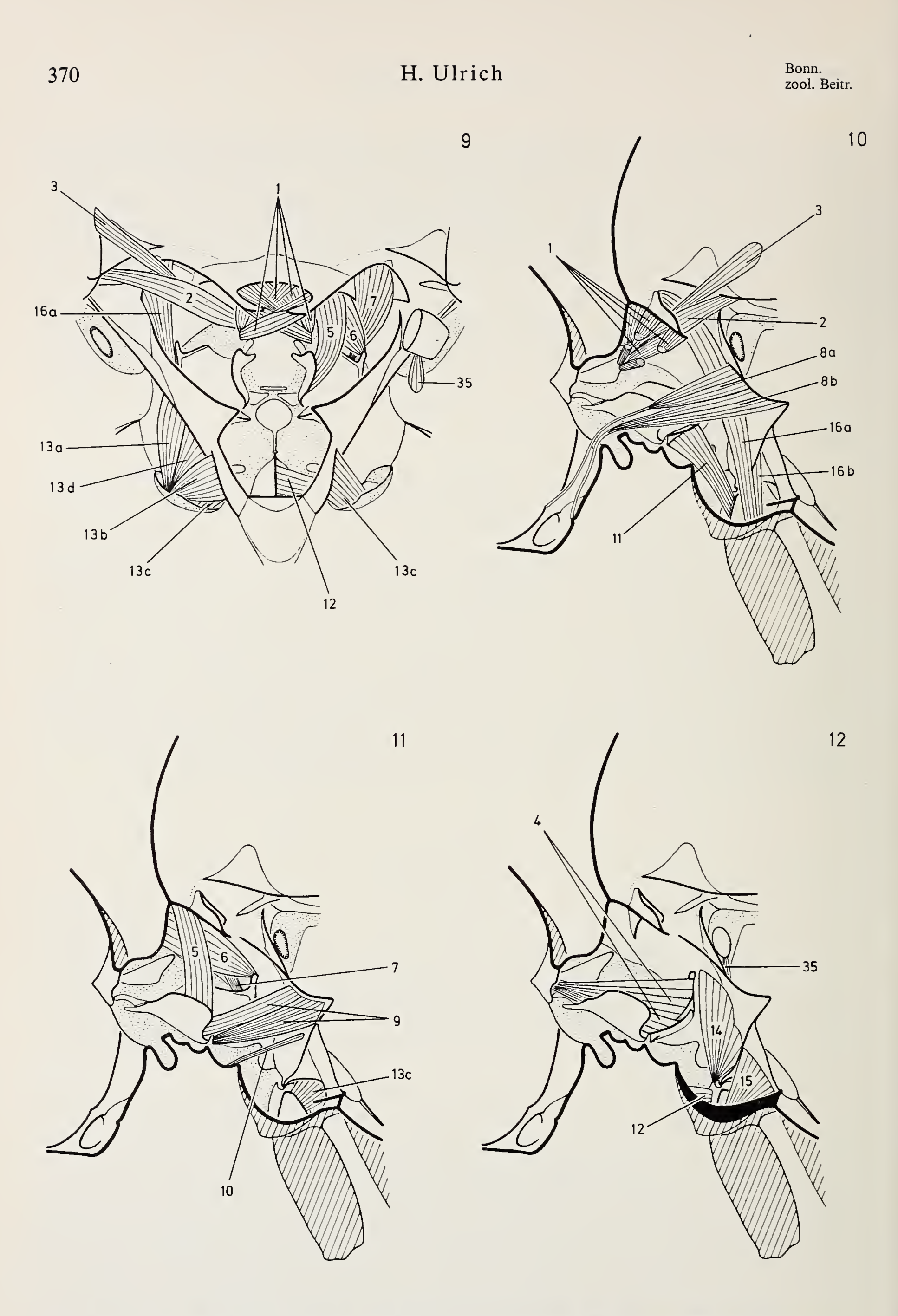


Abb. 9—12: Muskulatur von Hals und Prothorax, Muskel des vorderen Thorakalstigmas. Zum Skelett vgl. Abb. 3—5.

Snodgrass (1935): Insekten bzw. Pterygoten allgemein;
Bonhag (1949): *Tabanus* (Tabanidae);
Heide (1971): *Calliphora* (Calliphoridae);
Ipe (1968): *Melanagromyza* (Agromyzidae) (Homologisierung auf Grund der vorliegenden Angaben in manchen Fällen unmöglich, in anderen unsicher);
Mickoleit (1962): *Tipula* (Tipulidae);
Mickoleit (1969): Vertreter verschiedener Dipterenfamilien;
Mihályi (1936): *Musca* (Muscidae);
Owen (1977): *Culiseta* (Culicidae);
Smart (1959): *Anisopus* = *Sylvicola* (Anisopodidae);
Zaka-ur-Rab (1970): *Dacus* (Tephritidae).

Schlein (1970) beschreibt die Thoraxmuskulatur von *Musca* (Muscidae), *Glossina* (Glossinidae) und verschiedenen Pupiparen (Hippoboscidae, Streblidae, Nycteribiidae). Er gibt zu jedem Muskel die Nummer und den Namen an, unter denen Bonhag das Homologon bei *Tabanus* beschrieb, und verwendet die Numerierung Bonhags auch in seinen Abbildungen. Es dürfte sich daher erübrigen, die Muskeln Schleins gesondert aufzuführen. Allerdings soll ein Lapsus in seiner Arbeit richtiggestellt werden: Muskel 15 von Bonhag (pleural remotor of the coxa, einem Teil von M. 13 unserer Zählung homolog) ist im Text S. 355 nicht aufgeführt; der unter 15 beschriebene Muskel (pleural abductor of the coxa) entspricht Bonhag 16 (14 unserer Zählung) und nicht, wie angegeben, 15.

Crossley (1978) schließt sich für *Drosophila* (Drosophilidae) der Darstellung Millers (1950) an.

Ein Vergleich mit dem allgemeinen Muskelinventar (Grundplan?) der Pterygoten, wie es von Matsuda (1970) beschrieben wurde, soll nicht versucht werden. Offenbar unterscheidet sich bereits der Grundplan der Dipteren durch eine geringere Anzahl verschiedener Muskeln und infolge von Ursprungs- und Ansatzverlagerungen so stark von diesem Schema, daß eine Zurückführung auf bestimmte Muskeln Matsudas ohne eigene Erfahrungen aus anderen Insektenordnungen problematisch wäre. Es soll aber vermerkt werden, wenn die Ansichten Matsudas über die Homologiebeziehungen zwischen *Tabanus* (Bonhag), *Tipula* (Mickoleit) und *Anisopus* (Smart) von den hier vertretenen Vorstellungen abweichen oder aus anderen Gründen im Rahmen unserer Homologisierungsversuche erwähnenswert erscheinen.

1. Medialer dorsaler Längsmuskel Kopf/Thorax (Abb. 9, 10): Entspringt am medianen Phragma Pro-/Mesonotum, inseriert am Dorsocervicale und überkreuzt sich zum Teil mit dem Muskel der Gegenseite. Nach Ursprungslage und Zugrichtung können vier Portionen unterschieden werden: zwei entspringen an der Fläche, zwei am Horn des Phragmas; je eine zieht zum Cervikalsklerit der gleichen, eine zu dem der anderen Körperhälfte.

Snodgrass A
Bonhag 2 (partim: a, b) lateral dorsal muscle of the head and prothorax, 1 ? median dorsal muscle of the head and prothorax
Mickoleit (1962) 1 M. levator capitis prophragmatalis
Owen 1 und 2 Mm. phragmo—occipitales, 3 ? M. phragmo—cervicalis

Matsuda deutet die beiden Muskeln von *Tabanus* unterschiedlich. Das erste Cervicale (Mickoleit) von *Tipula*, hier als Dorsocervicale angesehen, hält er für ein Laterocervicale, und dementsprechend homologisiert er den daran ansetzenden Muskel anders als bei *Tabanus*.

2. Erster lateraler dorsaler Längsmuskel Kopf/Thorax (Abb. 9, 10): Ursprung im Caudalwinkel des Humeralcallus an der Außenwand und an der Dorsalseite des Humeropraescutalapodems, Insertion am Dorsocervicale.

Snodgrass A
Bonhag 2 (partim: c) lateral dorsal muscle of the head and prothorax
Mickoleit (1962) 3 ? M. cervico—postoccipitalis lateralis

Die Homologisierung des Muskels von *Tipula* ist wegen seines abweichenden Ursprungs unsicher. Matsuda hält das Cervikalsklerit, an dem der Muskel bei *Tipula* inseriert, für ein Laterocervicale und den Muskel für ein Homologon der Muskeln 8 und 9 von Bonhag (5 und 7 unserer Zählung).

3. Zweiter lateraler dorsaler Längsmuskel Kopf/Thorax (Abb. 9, 10): Ursprung am Dach des Mesonotum, Insertion mit Sehne am Dorsocervicale.

Snodgrass A
Bonhag 2 (partim: d) lateral dorsal muscle of the head and prothorax

4. Cervikaler Muskel des Kopfes (Abb. 12, 13): Ursprung am Caudalrand des zweiten Laterocervicale und an der Postcervikalleiste, Insertion an der Postoccipitalleiste. Die Übereinstimmung mit *Empis* ist symplesiomorph; sie entspricht dem mutmaßlichen Grundplan der Empidoidea.

Bonhag 3 und 4 cervical muscles of the head
Ipe 44 (partim: cranialer Abschnitt) ?
Mickoleit (1962) 2 M. cervico—postoccipitalis medialis
Owen 4 und/oder 5 ? M. posterior cervico—occipitalis und/oder M. anterior cervico—postoccipitalis

5. Medialer protergaler Muskel des zweiten Cervicale (Abb. 9, 11): Entspringt an der Anteroventralfläche des medianen Phragmas Pro-/Mesonotum lateral von Muskel 1 und inseriert an der medialen Leiste des zweiten Laterocervicale.

Bonhag 8 inner pleural muscle of the second cervical sclerite

Zur Homologisierung durch Matsuda s. unter Muskel 2.

6. Erster lateraler protergaler Muskel des zweiten Cervicale (Abb. 9, 11): Ursprung am Dach des Antepronotum in dessen medianem Teil (Collare), Insertion an der Spitze des Apodems, in das der Posterolateralwinkel des zweiten Laterocervicale ausgezogen ist. Vielleicht haben sich dieser und der folgende Muskel (7) im Zusammenhang mit erhöhter Beweglichkeit des Halses bei den Brachyceren aus einem einzigen Muskel differenziert.

Snodgrass B ?
Bonhag 5 protergal muscle of the second cervical sclerite
Ipe 43 ?
Mickoleit (1962) 16 ? (partim?) M. pleuro—notalis
Owen 10 ? (partim?) M. anterior pronoto—katepisternalis

Wenn die von Mickoleit und Owen beschriebenen Muskeln (= Snodgrass B) diesem oder/und dem folgenden Muskel homolog sind, bedeutet dies, daß ein ursprünglicher

Verspannmuskel seinen Ansatz vom Proepisternum auf das zweite Laterocervicale verlagert und sich vielleicht zusätzlich in zwei antagonistisch wirkende Muskeln aufgespalten hat (Synapomorphie der Brachyceren?). Ein solcher Wechsel erscheint nicht abwegig, da der Muskel schon bei *Tipula* über eine Verbiegung des Episternum das zweite Laterocervicale bewegt (Mickoleit 1962).

7. Zweiter lateraler protergaler Muskel des zweiten Cervicale (Abb. 9, 11): Ursprung an der Transpronotalleiste, sowohl am aufsteigenden Ast als auch an der Basis des absteigenden Astes, dessen freie Kante von Muskel 16a eingenommen wird; Insertion an der Lateralkante des zweiten Laterocervicale. Der Ursprung ist nach der Auffassung von Matsuda (1970) und Ahmed (1982) dem Antepronotum zuzurechnen; abweichend von meiner früheren Vorstellung deute ich daher den Muskel als protergal. Dies erleichtert die Annahme einer gemeinsamen Herkunft mit Muskel 6 (s. dort).

Snodgrass B ?
Bonhag 9 outer pleural muscle of the second cervical sclerite
Ipe 43 ?
Mickoleit (1962) 16 ? (partim?) M. pleuro—notalis
Owen 10 ? (partim?) M. anterior pronoto—katepisternalis

Zur Homologisierung s. unter den Muskeln 2 und 6.

8. Ventrale Längsmuskeln Kopf/Thorax (Abb. 10): Zwei ungeteilte Muskeln mit Ursprung am Innenskelett des Prothorax (Prosternalapophyse?) und Insertion mit langen Sehnen im Bereich des Kopfes. 8a ist dicker und etwas bauchig, entspringt weiter dorsolateral und inseriert am Tentorium; 8b ist flach, dreieckig, breiter und länger und inseriert mit entsprechend kürzerer Sehne an einem unpaaren Höcker in der Medianen der Subgenalbrücke (s. auch Abb. 2).

Hinsichtlich der Insertion der Sehne von Muskel 8b entsprechen *Microphor* und *Empis* dem Grundplan einer größeren Gruppe, der auch *Rhagio* angehört (Grundplan der Brachyceren?). Ob die abweichenden Verhältnisse bei *Tabanus* (nach Bonhag) sich aus diesem Zustand entwickelt haben, kann ohne die Kenntnis weiterer „niederer Brachyceren" nicht beurteilt werden. Eine Nachuntersuchung von *Sciapus* (Muskeln und Skelett) und *Argyra* (nur Mazerationspräparate, in denen aber die Sehnen erhalten sind) ergab, daß auch bei ihnen der Insertionspunkt in der Medianen cranial vom Hinterrand der Subgenalbrücke, wenn auch näher bei diesem, liegt; dort ist ein weniger deutlicher, aber immerhin erkennbarer Höcker ausgebildet[4]).

---

[4]) Meine Angabe (1971), die Sehne setze am Rand der Kopfkapsel, also am Hinterrand der Subgenalbrücke, an, beruht offensichtlich auf einem Beobachtungsfehler, der sich daraus ergab, daß die Sehne beim Eintritt in den Kopf der ventralen Körperwand dicht anliegt und bei der Sektion leicht abreißt. Ob bei *Hydrophorus* abweichende (autapomorphe) Verhältnisse herrschen, kann ohne eine erneute Untersuchung der Muskulatur nicht entschieden werden; nach dem Skelett zu urteilen, erscheint es naheliegend, den Ansatz der Sehne am Hinterrand zu vermuten, der mit einem unpaaren dreieckigen, in das Kopfinnere vorgewölbten Fortsatz in die Halshaut vorspringt.

Snodgrass H
Bonhag 10 und 11 ventral longitudinal muscles
Ipe 44a ?
Mickoleit (1962) 4 M. depressor capitis furcalis medialis
Owen 6 und 7 Mm. sternal apophyso—tentoriales

9. Prosternale Cervikalmuskeln (Abb. 11): Zwei Muskelbündel, die die mediale Leiste des zweiten Laterocervicale und das Medialende des Postcervicale mit dem prothorakalen Innenskelett (Prosternalapophyse?) verbinden. Im Ansatz eines Bündels am Postcervicale unterscheidet sich *Microphor* von den bisher untersuchten Empididen und Dolichopodiden sowie von *Tabanus* (nach Bonhag) und *Rhagio*. Vermutlich liegt eine Autapomorphie vor.[5])

Snodgrass H
Bonhag 6 und 7 prosternal muscles of the second cervical sclerite
Ipe 44a ?
Mickoleit (1962) 5 M. depressor capitis furcalis lateralis
Owen 8 und 9 Mm. sternal apophyso—cervicales

10. Ventraler Längsmuskel des Prothorax (Abb. 11): Ein dünner Muskelstrang, der vom prothorakalen Innenskelett (Prosternalapophyse?) zum Seitenrand der Sella zieht.

Snodgrass H
Ipe 44a ?
Mickoleit (1962) 17 M. sterno—furcalis

11. Cervikaler Promotor der Procoxa (Abb. 10, 13): Ein kräftiger, annähernd parallelfaseriger Muskel, der einerseits am Postcervicale, andererseits an der Basicosta der Vorderhüfte ansetzt.

Snodgrass 1M ?
Bonhag 17 postcervical promotor of the coxa
Ipe 44 (partim: caudaler Abschnitt) ?

12. Sternaler Promotor der Procoxa (Abb. 9, 12): Entspringt am Prosternalgrat und inseriert an der Basicosta der Vorderhüfte.

Snodgrass K
Bonhag 12 sternal promotor of the coxa
Mickoleit (1962) 6 M. promotor coxae sternalis
Owen 15 M. preepisterno—coxalis

13. Sternaler Remotor der Procoxa (Abb. 9, 11): In vier Bündel gesondert, drei deltaförmige (a, b, d) und ein annähernd parallelfaseriges (c), das cranial von b entspringt. Ursprung an der Caudalseite des prothorakalen Innenskeletts, ver-

---

[5]) *Hydrophorus* hat nach meinen früheren Angaben nur einen Muskel 9. Im Bereich des vorderen Ansatzes ist aber ein schwaches Bündel abgesondert, das am zweiten Laterocervicale weiter lateral inseriert.

mutlich dem Pleuralarm (a, d) und der Sternalapophyse (b, c) zuzuordnen; Insertion an der Basis der Vorderhüfte dicht hinter der Gelenkgrube (von vorn nach hinten d, b, a) und entlang der Merocosta (c).

Nach ihrer Lage und Ausdehnung sind a und d gemeinsam dem Bündel a der Dolichopodiden homolog. Es ist nach wie vor unbekannt, wie der Muskel im Grundplan der Empidoidea beschaffen ist. Wenn ursprünglich ein einziger oder (wie Bonhag für *Tabanus* annimmt) zwei verschiedene Muskeln vorlagen, könnte in der Absonderung eines cranialen Bündels (c) eine synapomorphe Übereinstimmung mit den Dolichopodiden bestehen. Man kann sich vorstellen, daß durch die Differenzierung des Bündels 13c, das als sekundärer Adduktor wirkt, der primäre sternale Adduktor (Muskel 15) entlastet und seine Rückbildung bei den Dolichopodiden ermöglicht wurde.

Snodgrass L
Bonhag 15 und 13 pleural and sternal remotors of the coxa
Mickoleit (1962) 7 M. remotor coxae furcalis
Owen 16 M. sternal apophyso—coxalis

Matsuda hält Muskel 15 von Bonhag, der nach seiner Ursprungsfläche unserem Bündel 13a (und d?) entspricht, für serial homolog mit dem tergalen Beinremotor des Mesothorax (Muskel 30 unserer Zählung).

14. Pleuraler Muskel der Procoxa (Abb. 12): Ursprung breit gefächert an der Cranialseite des prothorakalen Innenskeletts (wahrscheinlich größtenteils dem Pleuralarm zuzurechnen) und der angrenzenden Außenwand (Antepronotum nach Matsuda); Insertion an der Lateralseite des Fortsatzes vor der Gelenkgrube der Procoxa.

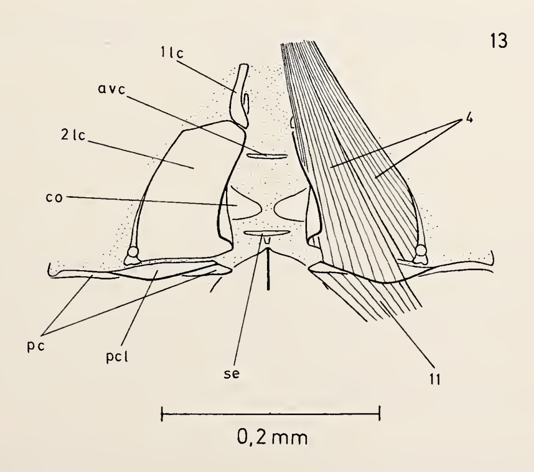


Abb. 13: Halsregion in dorsaler Innenansicht, links Skelett, rechts mit Muskeln.

Snodgrass 2M
Bonhag 16 pleural abductor of the coxa
Mickoleit (1962) 9 M. abductor coxae pleuralis
Owen 14 M. episternal apophyso—lateral coxal condylaris

15. Sternaler Adduktor der Procoxa (Abb. 12): Ursprung an der Cranialfläche von Prosternalapophyse und Sternocosta, mit einer oder wenigen Fasern auf das Caudalende des Prosternalgrats unmittelbar hinter Muskel 12 übergreifend[6]); Insertion am medialen Proximalrand der Procoxa. Dieser Muskel fehlt den Dolichopodiden.

Snodgrass N
Bonhag 14 sternal adductor of the coxa
Mickoleit (1962) 8 M. adductor coxae furcalis

16. Extracoxaler Depressor des Protrochanter (Abb. 9, 10, 15): Zwei Äste, ein langer tergaler oder pleuraler (a) und ein kurzer sternaler (b). 16a entspringt an der höchsten Stelle und am absteigenden Ast der Transpronotalleiste, 16b an Ventralkante und Cranialfläche der Prosternalapophyse. Beide inserieren zusammen mit den coxalen Strängen, die nicht Gegenstand dieser Untersuchung sind, mit einer gemeinsamen Sehne an einem Apodem (Depressorapodem) an der ventralen Basis des Protrochanter.

Snodgrass P
Bonhag 19 (partim: a, b) depressor of the trochanter (= 16a)
Mickoleit (1962) 10 und 12 Mm. depressores trochanteris pleuralis cranialis et furcalis (= 16a und 16b)
Owen 12 M. episternal apophyso—trochanteralis (= 16a), 11 ? M. posterior pronoto—trochanteralis (abgespalten von 16a?), 13 M. sternal apophyso—trochanteralis (= 16b)

Mickoleit beschreibt neben dem sternalen Ast (12) zwei pleurale Äste, einen vorderen (10) und einen hinteren (11). Nach seinem Verlauf cranial vom Pleuralarm kann der vordere Ast mit beiden Ästen Bonhags und unserem 16a homologisiert werden, während der hintere, caudal vom Pleuralarm gelegen, den untersuchten Empidoidea und vielleicht allen Brachyceren fehlt. Matsuda deutet den vorderen pleuralen Ast Mickoleits als pleural, den hinteren und beide Äste Bonhags als tergal. Ist die Transnotalleiste eine tergale Bildung, wie Matsuda annimmt, so muß unser Muskel 16a ebenso wie die beiden Äste Bonhags tatsächlich als tergal angesehen werden.

17. Medialer dorsaler Längsmuskel des Mesothorax (Abb. 14, Konturen durch unterbrochene Linien angedeutet): Verbindet den gewölbten anteromedialen Teil des Mesoscutum mit dem medialen Teil von Postnotum und Phragma Meso-/Metanotum.

Snodgrass mA
Bonhag 27 longitudinal dorsal muscle

---

[6]) Auch bei *Empis* (nachuntersucht) reicht der Ursprung mediad über die Sternocosta bis zum Sternalgrat, ohne aber auf diesen überzugreifen.

Ipe 17A—F dorsal longitudinal muscles
Mickoleit (1962) 29 M. dorsalis rectus
Mihályi dlm dorsale Längsmuskeln
Owen 47 und 48 Mm. phragmo—scutalis et postnoto—scutalis
Smart 1 dorsal longitudinal (indirect flight) muscle

18. Lateraler dorsaler Muskel des Mesothorax (Abb. 14): Verbindet den posterolateralen Teil des Mesocutum mit dem lateralen Teil des Phragmas Meso-/Metanotum.

Snodgrass 1A
Bonhag 28 oblique dorsal muscle
Ipe 18A—C lateral oblique muscles
Mickoleit (1962) 30 M. dorsalis obliquus
Mihályi dvm (partim) dorsoventrale Muskeln
Smart 2 oblique dorsal (indirect flight) muscle

53. Intrascutellarmuskel (Abb. 14): Ein unpaarer Muskel, der innerhalb des Scutellum entlang der gewölbten Rückwand verläuft und die linke und die rechte Anterolateralecke miteinander verbindet. [7])

Dieser Muskel gehört sicher zum Grundplan der Empidoidea und ist offenbar bei den Dipteren weit verbreitet. Bei *Culiseta* ist er ebenfalls unpaar und durchzieht das Scutellum in Querrichtung (Owen 1977). *Musca domestica*, *Stomoxys calcitrans* und *Fannia canicularis* (Muscidae, alte Schnittserien) besitzen einen paarigen Muskel, der auf den lateralen Teil des Scutellum beschränkt ist. In gleicher Anordnung findet er sich bei *Drosophila* nach Rizki (1978), der den Muskel als akzessorisches pulsierendes Organ deutet (scutellar pulsatile organ).

Owen 55 M. scutello—scutellaris

19. Vorderer Dorsoventralmuskel des Mesothorax (Abb. 14, 15): Verbindet den anterolateralen Teil des Mesoscutum mit dem Praemesepisternum.

Snodgrass C
Bonhag 29 first dorsoventral muscle
Ipe 19A—B tergosternal muscles
Mickoleit (1962) 27 M. sterno—notalis
Mihályi dvm (partim) dorsoventrale Muskeln
Owen 49—51 Mm. furcopleural apodemo—scutalis, preepisterno—scutalis et precoxal apodemo—scutalis
Smart 4 tergosternopleural (indirect flight) muscle

20. Vorderer tergaler Muskel des Basalare im Mesothorax (Abb. 16): Setzt einerseits am Basalarapodem, andererseits an der Ventralseite des Humeropraescutalapodems und der angrenzenden Fläche des Praescutum an.

---

[7]) Im Rahmen einer Nachuntersuchung von *Argyra*, *Sciapus* und *Empis* war bei allen drei Arten ein Muskel in gleicher Lage zu finden. Ich hatte ihn bei meinen früheren Untersuchungen übersehen; die Arbeit Owens veranlaßte mich, danach zu suchen.

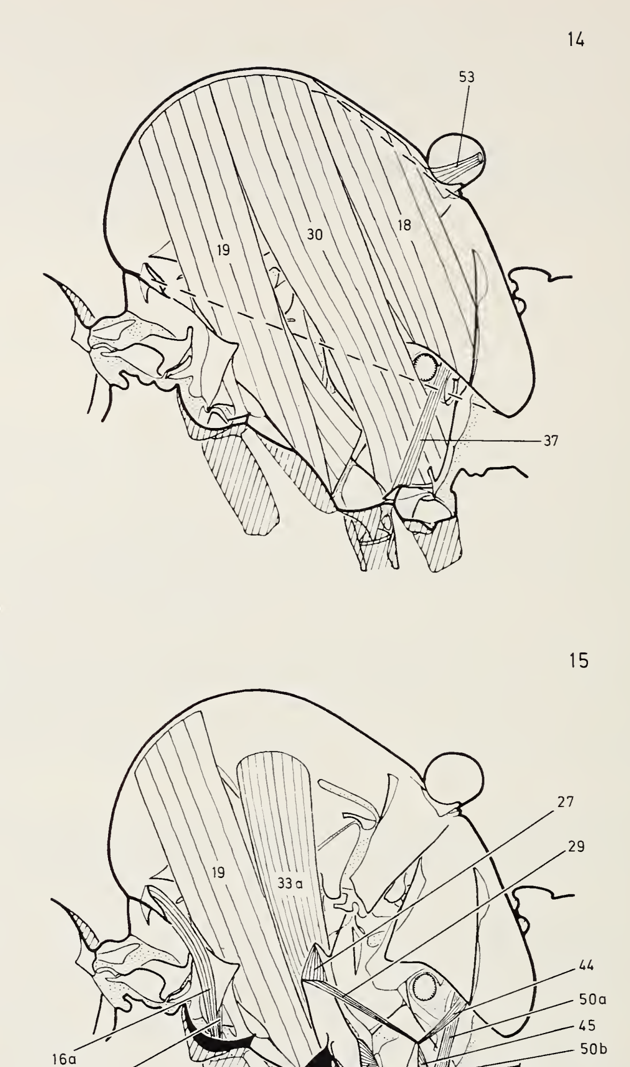
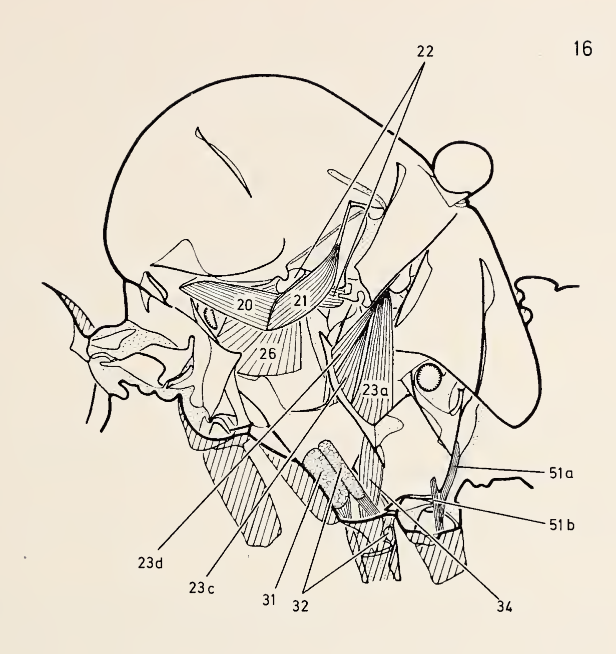
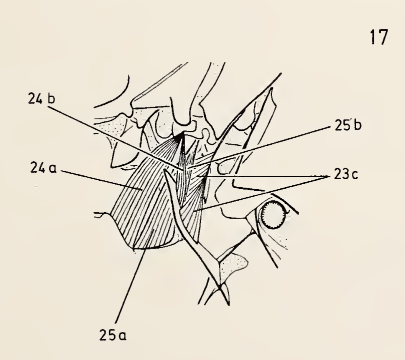


Abb. 14—17: Muskulatur des Mesothorax und einzelne Muskeln des Pro- und des Metathorax. Zum Skelett vgl. Abb. 5 und 6.





Bei *Empis* (nachuntersucht) herrschen im Prinzip die gleichen Verhältnisse, der vordere Ansatz greift aber vom Praescutum auf die Praescutalleiste über. Bei den Dolichopodiden ist das Praescutum reduziert, und der Muskel setzt zumindest überwiegend an der Praescutalleiste, seine vordersten Fasern an einem gesonderten Praescutalapodem an. Die Feststellung Mickoleits (1969), daß der Muskel bei den Mecopteren und Dipteren lateral der Praescutalleiste inseriere, trifft demnach nicht auf alle, vielleicht aber auf den Grundplan der Empidoidea zu.

Snodgrass 1B (Mickoleit 1969)
Bonhag 31 anterior tergal muscle of the basalare
Heide b1
Ipe 21 ? second epipleural muscle
Mickoleit (1962) 44 M. scuto—basalaris cranialis
Mickoleit (1969) 1 Basalare—Praealare-Muskel
Mihályi E1 Extensor
Owen 64 M. prescuto—basalar apodemalis
Smart 8a anterior episternal basalar muscle

21. Hinterer tergaler Muskel des Basalare im Mesothorax (Abb. 16): Ansatz einerseits am Basalarapodem, andererseits mit langer Sehne am Scutalapodem.

Snodgrass 2B
Bonhag 32 posterior tergal muscle of the basalare
Heide b3
Ipe 24 ? posterior axillary muscle
Mickoleit (1962) 45 und 46 Mm. scuto—basalares caudalis et profundus
Mickoleit (1969) 2 Basalare—Scutum-Muskel
Mihályi R1 Retractor
Owen 65 M. scutellar ridgo—basalar apodemalis
Smart 7a (= 8c) tergobasalar muscle

Der Muskel Smarts und Muskel 46 von Mickoleit (1962) haben ihren tergalen Ansatz am Rand des vorderen Tergalhebels vor dem Flügelgelenk. Dies scheint dem Grundplan der Dipteren zu entsprechen (Vergleich mit anderen Ordnungen, Abbildungen bei Mickoleit 1969). Bei *Culiseta* (nach Owen) ist der tergale Ansatz caudad verlagert. Bei *Tipula* hat der Muskel sich offenbar in zwei geteilt und einer von beiden (45) seinen Ansatz weiter auf die Fläche des Scutum und nahe an das Medialende des Tergalspalts verlagert. Dieser Muskel 45 entspricht damit weitgehend dem der Brachyceren, nur daß es noch nicht zur Ausbildung einer Sehne und eines Scutalapodems (Synapomorphie der Brachyceren, Mickoleit 1969) gekommen ist. Matsuda homologisiert Muskel 45 von Mickoleit ebenfalls mit dem Muskel Bonhags und hält es für möglich, daß der Muskel Smarts beiden entspricht. Eine Gleichsetzung mit Mickoleit 46 zieht er weder für die einen noch für den anderen in Betracht.

22. Muskel des pleuralen Flügelgelenkfortsatzes (Abb. 16): Ursprung an der Basis des pleuralen Flügelgelenkfortsatzes (hinteres Anamesepisternum), Insertion mit Kappensehne am Praealarapodem.

Snodgrass 3B
Bonhag 42 tergal muscle of the pleural wing process
Heide tp
Mickoleit (1962) 42 M. pleuro—tergalis condylaris
Mickoleit (1969) 3 Pleuralleiste—Subtegula-Muskel
Mihályi D1 und D2 Direktoren
Owen 56 M. prealar apophyso—pleural ridgalis
Smart 7b tergopleurosulcal muscle

23. Muskeln des hinteren tergalen Flügelgelenkfortsatzes (Abb. 16, 17): Drei Muskeln mit Insertion am hinteren tergalen Flügelgelenkfortsatz: a entspringt an Mesopleuralleiste und Transepimeralleiste, d am dorsalen Pleuralarm, c an

der Außenwand des dorsalen Epimerum[8]) und der Pleuralleiste einschließlich der angrenzenden Fläche des Pleuralarms, wo er sich zwischen a und d schiebt. Die Fasern von c heften sich an eine Sehne am Caudalrand des Muskels an; diese setzt sich in einer langen freien Sehne fort, an der zunächst d und kurz vor der Insertion am Gelenkfortsatz auch a ansetzen.

23a ist den Muskeln a und b der Dolichopodiden homolog; offenbar ist es bei *Microphor* noch nicht zur Absonderung eines lateralen Bündels (b) gekommen, die auch bei den Dolichopodiden so undeutlich sein kann, daß Zweifel an der Eigenständigkeit eines Muskels b berechtigt erscheinen. 23c entspricht Muskel c der früher behandelten Empididen und Dolichopodiden, und Muskel d findet sich in gleicher Lage bei *Sciapus* (nachuntersucht), wo er allerdings eine eigene Sehne ausbildet, während er den übrigen untersuchten Dolichopodiden fehlt. Stichproben an *Trichinomyia* und *Hybos* ergaben in beiden Fällen drei Muskeln, a, c und d, in gleicher Anordnung wie bei *Microphor* und *Sciapus*. Bei *Empis* und *Wiedemannia* sind nur zwei Muskeln, a und c, zu unterscheiden; c ist flach und entspringt nur an der Außenwand des dorsalen Epimerum; a entspringt an Pleuralleiste und Pleuralarm, bei *Empis* auch an der Transepimeralleiste[9]).

Die neuen Befunde an *Microphor*, *Trichinomyia* und *Hybos* machen meine frühere Annahme, Muskel d von *Sciapus* sei innerhalb der Dolichopodiden apomorph, unwahrscheinlich; vielmehr dürfte er bei den unmittelbaren Vorfahren der Dolichopodiden vorhanden gewesen und erst im weiteren Verlauf der Phylogenese verlorengegangen sein. Offen bleibt, ob er zum Grundplan der Empidoidea oder nur zum Grundplan einer Teilgruppe gehört, die die Hybotiden, Microphoriden und Dolichopodiden (und weitere?) umfaßt. Im ersten Fall wäre er bei *Empis* und *Wiedemannia* als selbständiger Muskel verlorengegangen, was eine Stütze für die Monophylie der Empididae sensu Chvála 1983 (Empidoinea sensu Hennig 1970) sein könnte. Es wäre denkbar, daß d sich nach Rückzug des Muskels c von der Pleuralleiste wieder mit a vereinigt hat, denn a ist bei *Empis* (nachuntersucht) am Ursprung sehr breit, reicht auf der Pleuralleiste weit dorsad und umfaßt auch den Bereich, der sonst von Muskel d eingenommen wird. Im zweiten Fall wäre der gemeinsame Besitz von Muskel 23d ein Hinweis auf nähere Verwandtschaft der Microphoriden und Dolichopodiden mit den Hybotiden und damit eine Stütze für die Monophylie der Ocydromioinea im Sinne Hennigs 1970 und 1971 (mit oder ohne Atelestidae?). Wie aus den vorstehenden Überlegungen ersichtlich, kann von den Muskeln 23 ein Beitrag zur Kenntnis der Phylogenie der Empidoidea erwartet werden. Voraussetzung ist aber die Untersu-

---

[8]) Muskel 23c entspringt bei *Argyra* ebenfalls an der Pleuralleiste und am dorsalen Epimerum (Anepimerum, nicht Anepisternum, Ulrich 1971, Lapsus).

[9]) Meine anderslautenden Angaben 1971 über *Wiedemannia* widersprechen den damaligen Beobachtungsprotokollen und beruhen offenbar auf einem Lapsus. Eine Nachuntersuchung war wegen Materialmangels nicht möglich.

chung weiterer Vertreter, um Klarheit über den Grundplan der Gruppe zu gewinnen und Fehlerquellen auf Grund etwaiger Konvergenzen oder Parallelentwicklungen auszuschließen. Zur Phylogenese der Dolichopodiden kann vielleicht die Abspaltung eines Bündels b von Muskel a Aufschlüsse bringen. Dabei ist aber zu beachten, daß die Abgliederung mehr oder weniger undeutlich sein kann (abhängig vom Kontraktionszustand?) und daß andererseits eine Abgliederung durch Spaltung bei der Präparation vorgetäuscht werden kann. Wie die Praxis ergab, ist das Risiko derartiger Sektionsartefakte größer als ich bisher annahm.

Snodgrass 4B
Bonhag 36—38 pleural muscles of the fourth axillary sclerite and the posterior notal wing process
Heide hg1—4
Ipe 22 tergopleural muscle, 25 coxo—tergal muscle
Mickoleit (1962) 38—40 Mm. pleuro—metapterales
Mickoleit (1969) 5 Pleuralleiste—tergaler Gelenkfortsatz-Muskel = Pleuralleiste—Scutum-Muskel
Mihályi R6—8 Retractoren
Owen 57—60 Mm. anepimeral ridgo—parascutellares lateralis et medialis, Mm. pleural ridgo—parascutellares ventralis et dorsalis
Smart 9ci (= 7c) und 9cii axillary muscle of 4th sclerite

Matsuda verwechselt den hinteren tergalen Flügelgelenkfortsatz von *Tabanus* und *Musca,* den Bonhag und Mihályi richtig deuteten, mit dem hinteren Tergalhebel (postmedian notal process). Dadurch kommt er zu der irrigen Annahme, die Muskeln 36 und 38 Bonhags hätten ihre Insertion verlagert.

24. Muskeln des ersten Pterale im Mesothorax (Abb. 17): Zwei Muskeln, die mit kurzen, vor dem Ende zusammenlaufenden Sehnen an der Spitze eines Apodems des ersten Pterale inserieren: a entspringt am vorderen Anamesepisternum, b an der Caudalfläche des dorsalen Mesopleuralarms lateral (basal) von Muskel 23d. Die Abbildungen geben Form und Lage der Muskeln und des Pterale bei dorsad aufgestelltem Flügel wieder. Ist der Flügel gesenkt, so weist das Apodem mit seiner Spitze posterodorsad, und die Muskeln sind in die Länge gestreckt, a etwa auf das Eineinhalbfache, b auf das Doppelte.

In der Insertion beider Muskeln am gleichen Punkt unterscheidet *Microphor* sich von den Dolichopodiden, Hybotiden und *Wiedemannia* (Nachuntersuchung von *Argyra*, *Sciapus*, *Trichinomyia* und *Hybos*). Bei ihnen inserieren die Muskeln durch einen Zwischenraum getrennt, a an der Spitze des Apodems, b weiter basal. Dies entspricht vermutlich dem Grundplan der Empidoidea. Bei *Empis* (nachuntersucht) [10]) bildet a eine kurze, aber breite Sehne aus, die sich auf der zweiten Hälfte ihres Verlaufs mit der ebenfalls kurzen Sehne von b zu einem noch breiteren Band vereinigt; die Insertion am ersten Pterale ist dementsprechend in die Länge gezogen und beschränkt sich nicht auf die Spitze des Apodems. *Empis* unterscheidet sich damit nicht nur vom mutmaßlichen Grund-

[10]) Berichtigung zu Ulrich 1971

plan, sondern auch von *Microphor*, ihr Befund könnte theoretisch von beiden abgeleitet werden. Wenn aber die Annahme richtig ist, daß die Empididen (mit Einschluß der Clinocerinae) monophyletisch sind, bedeutet dies, daß die beiden Muskeln auch im Grundplan dieser Familie getrennt inserieren. Synapomorphie mit *Microphor* ist dann ausgeschlossen.

Snodgrass 4B
Bonhag 34 pleural muscle of the first axillary sclerite
Heide I1 und I2
Ipe 21 ? second epipleural muscle (= 24a?), 23 ? anterior axillary muscle (= 24b?)
Mickoleit (1962) 33 und 34 Mm. pleuro—propterales
Mickoleit (1969) 4b und 4a Anepisternum—1.Pterale-Muskel und Pleuralarm—1.Pterale-Muskel = Derivate des Pleuralarm—Scutum-Muskels
Mihályi D3 und D4 Direktoren
Owen 63 M. precoxal apodemo—first axillaris (bzw. axillaryalis) (= 24a)
Smart 9ai und 9aii axillary muscle of 1st sclerite

25. Muskeln des dritten Pterale im Mesothorax (Abb. 17): Zwei Muskeln (oder Bündel eines Muskels), die mit gemeinsamer Sehne am dritten Pterale ansetzen: a entspringt am vorderen Anamesepisternum caudal von Muskel 24a, b an der dem dorsalen Epimerum zugewandten Fläche der Mesopleuralleiste sowie an der Epimerum-Außenwand cranial von Muskel 23c.

Auch bei *Sciapus* und *Hybos* (beide nachuntersucht) hat ein Teil der Fasern von 25b seinen Ursprung an der Außenwand des dorsalen Epimerum. Meine frühere Aussage, nach welcher der Muskel nur an der Pleuralleiste oder an Pleuralleiste und Pleuralarm entspringen soll (für *Argyra* und *Empis* durch Nachuntersuchung bestätigt[11])), läßt sich demnach nicht verallgemeinern.

Snodgrass D
Bonhag 35 pleural muscle of the third axillary sclerite
Heide III1 und III2—4
Ipe 24 ? posterior axillary muscle (= 25a?)
Mickoleit (1962) 35—37 Mm. pleuro—mesopterales
Mickoleit (1969) 6 und 7 Anepisternum—(bzw.Episternum—)3.Pterale-Muskel und Pleuralleiste—3.Pterale-Muskel
Mihályi R2 und R3—5 Retractoren
Owen 62 und 61 Mm. pleural ridgo—calypterales anterior et posterior
Smart 9bi—iii axillary muscle of 3d sclerite

26. Pleuraler Muskel des Basalare im Mesothorax (Abb. 16): Ein breit gefächerter Muskel, dessen Ursprung den größeren Teil des vorderen Anamesepisternum einnimmt; Insertion an der Basis des Basalarapodems.

Snodgrass 1E'
Bonhag 33 pleural muscle of the basalare

[11]) Für die übrigen damals untersuchten Arten wäre diese Angabe nachzuprüfen, da eine etwaige Verbindung mit der Außenwand bei der vorwiegend angewandten Sektion von der Medialseite übersehen worden sein kann.

Heide b2
Ipe 20 ? first epipleural muscle
Mickoleit (1962) 31 M. praecoxo—basalaris
Mihályi E2 Extensor
Smart 8b inferior episternal basalar muscle

Smart homologisiert diesen Muskel mit 2E' und Muskel 20 mit 1E' des Grundschemas von Snodgrass. Wenn 20 in Übereinstimmung mit Mickoleit (1969) als Muskel 1B von Snodgrass gedeutet wird, dürfte für den vorliegenden Muskel die Homologisierung mit 1E' wahrscheinlicher sein.

27. Oberer Pleurosternalmuskel des Mesothorax (Abb. 15): Ein breiter, kräftiger Muskel, der die Mesosternalapophyse und den dorsalen Mesopleuralarm miteinander verbindet.

Snodgrass G
Bonhag 40 anterior pleurosternal muscle
Heide ps1
Ipe 26 pleuro—sternal muscle
Mickoleit (1962) 47 M. furco—pleuralis dorsalis
Mihályi Zwischenmuskel
Owen 25 M. pleural armo—apophyseal cupalis
Smart 11a superior pleurosternal muscle

28. Unterer Pleurosternalmuskel des Mesothorax (Abb. 15): Zieht vom breiteren Ansatz an der Mesosternalapophyse konvergierend zum ventralen Mesopleuralarm.

Snodgrass G
Bonhag 41 posterior pleurosternal muscle
Heide ps2
Mickoleit (1962) 48 M. furco—pleuralis ventralis
Owen 26 M. postcoxal apodemo—apophyseal cupalis
Smart 11 b inferior pleurosternal muscle

29. Ventraler Längsmuskel Meso-/Metathorax (Abb. 15): Verbindet die Sternalapophyse des Mesothorax mit der des Metathorax.

Snodgrass H
Bonhag 43 ventral longitudinal muscle
Ipe 33 ventral longitudinal muscle
Mickoleit (1962) 41 M. mesofurco—metafurcalis
Smart 3 sternal muscle (bei *Anisopus* nicht vorhanden)

30. Hinterer Dorsoventralmuskel des Mesothorax (= tergaler Beinremotor) (Abb. 14): Zieht vom Mesoscutum caudal der Transscutalleiste zum Mesomeron. Die Ansatzfläche am Meron reicht caudad bis zur vereinigten Intersegmental- und Metapleuralleiste und trennt Muskel 49 von der Außenwand.

Snodgrass J
Bonhag 30 second dorsoventral muscle
Ipe 19C—F tergosternal muscles

Mickoleit (1962) 28 M. remotor coxae tergalis
Mihályi dvm (partim) dorsoventrale Muskeln
Owen 52 und 53 M. postcoxal apodemo—scutalis, M. merono—scutalis
Smart 5 tergomeral (indirect flight) muscle

31. Sternaler Promotor der Mesocoxa (Abb. 16): Entspringt am basalen Teil des Mesosternalgrats und inseriert am anteromedialen Proximalrand der Mesocoxa.

Snodgrass K
Bonhag 45 sternal promotor of the coxa
Mickoleit (1962) 18 M. promotor coxae sternalis
Owen 28 M. katepisterno—coxalis
Smart 14a medial (bzw. mesial) sternocoxal muscle

32. Sternaler Remotor der Mesocoxa (Abb. 16): Ursprung am Mesosternalgrat zwischen Muskel 31 und der freien Kante, Insertion an einem kleinen Sklerit, das vom posteromedialen Proximalrand der Mesocoxa abgegliedert ist (rechter Hinweisstrich in Abb. 16).

Bei *Argyra* ist die Insertionsfläche, die an entsprechender Stelle liegt, starr mit dem Hauptsklerit der Coxa verbunden und bildet lediglich einen Vorsprung.

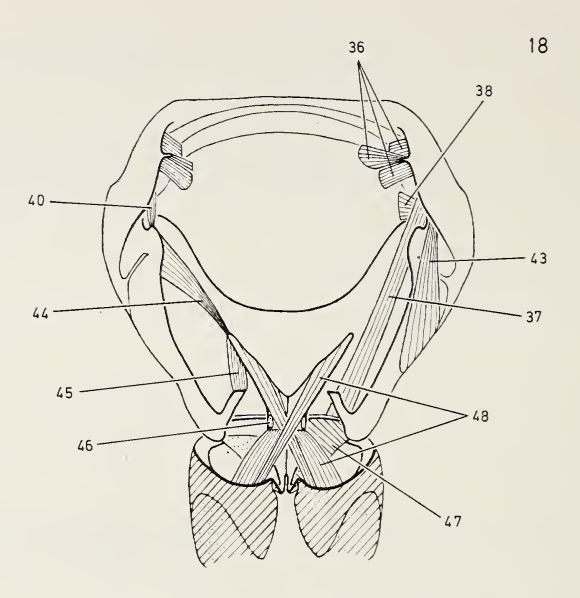
Snodgrass L
Bonhag 44 sternal remotor of the coxa
Ipe 29 ? sternal promotor of the leg
Mickoleit (1962) 19 M. remotor coxae furcalis dorsalis, 20 ? M. remotor coxae furcalis ventralis
Owen 29 ? M. postcoxal apodemo—coxalis
Smart 14b ? posterior sternocoxal muscle

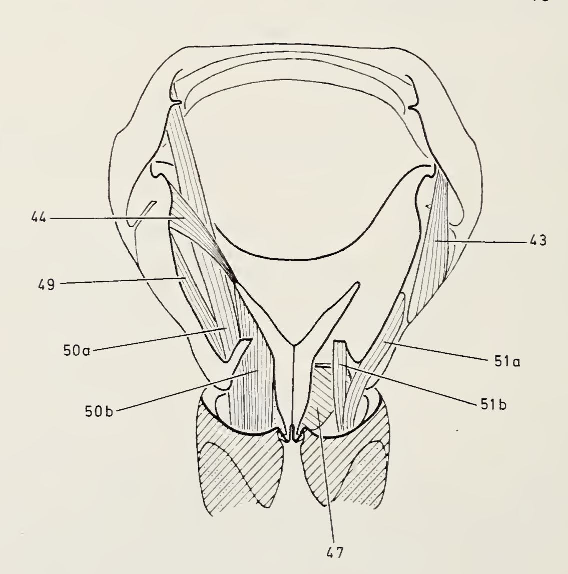
Matsuda ordnet die Muskeln Mickoleits und Smarts drei verschiedenen Muskeln seines Grundschemas zu.

33. Extracoxaler Depressor des Mesotrochanter (Abb. 15): Zwei Äste: ein stark entwickelter tergaler (a), der im lateralen Bereich des Scutum caudal der Transscutalleiste entspringt, und ein sternaler (b) mit Ursprung an der Ventralseite der Mesosternalapophyse. Insertion mit gemeinsamer Sehne, an der auch die coxalen Fasern ansetzen, am Depressorapodem des Mesotrochanter.

Snodgrass P
Bonhag 46 (partim: a, b) depressor of the trochanter
Heide tt (= 33a)
Ipe 27 tergal promotor of the leg (= 33a), 30 ? sternal remotor of the leg (= 33b?)
Mickoleit (1962) 21 M. depressor trochanteris furcalis (= 33b)
Owen 24 M. sternal apophyso—trochanteralis (= 33b)
Smart 6 und 12 tergal (TDT muscle) and furcotrochanteral depressor of trochanter muscles (6 = 33a fehlt bei *Anisopus*)

Mickoleit (22 M. depressor trochanteris pleuralis) und Owen (23 M. posterior anepisterno—trochanteralis) beschreiben einen pleuralen Ast; da in beiden Fällen daneben kein tergaler Ast festgestellt wurde, ist Homologie mit dem tergalen Depressor, wie sie Owen annimmt, nicht ganz auszuschließen, wenn auch unwahrscheinlich.





34. Extracoxaler Levator des Mesotrochanter (Abb. 16): Ursprung an der Cranialfläche der Mesopleuralleiste im Bereich und oberhalb des ventralen Pleural-

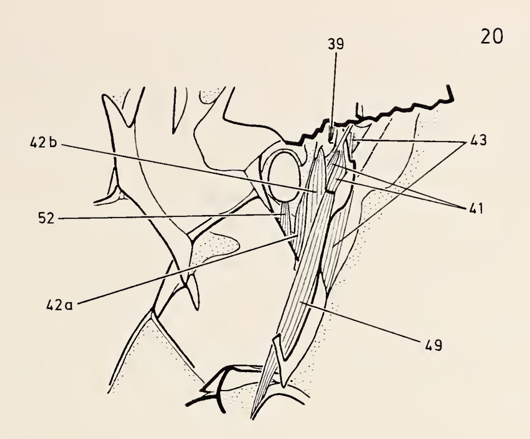


Abb. 18—20: Muskulatur des Metathorax. Skelett wie in Abb. 7 und 8.

arms, Insertion mit kurzer gemeinsamer Levatorsehne an der dorsalen Basis des Mesotrochanter.

Bonhag 47 (partim: a) dorsal levator of the trochanter
Ipe 31 ? pleuro—coxal muscle
Mickoleit (1962) 24 M. levator trochanteris pleuralis
Smart 13 a 1st anterior levator of trochanter

35. Occlusor des vorderen Thorakalstigmas (Abb. 9, 12): Ursprung im cranialen, mediad umgebogenen Bereich des vorderen Anamesepisternum, Insertion an der Ventralseite des vom Stigma ausgehenden Tracheenhauptstamms.

Bonhag 26 occlusor of the anterior thoracic spiracle
Owen 21 M. posterior pronotum, epimero—spiracularis

36. Dorsaler Muskel des Metathorax (Abb. 18): Zwei oder drei Muskelstränge, die von der Rückseite des Phragmas Meso-/Metanotum caudad bis laterad zum Metapostnotum ziehen, wo ein Teil der Fasern am Metanotalapodem ansetzt. In der Gestalt unterliegt der Muskel einer beträchtlichen individuellen Variabilität, die auch in Unterschieden zwischen der linken und der rechten Körperhälfte zum Ausdruck kommen kann (s. Abb. 18). Nach dem histologischen Aufbau gehört er dem tubulären Typ an; meine frühere Annahme, er sei als indirekter Halterenmuskel am Abschlag beteiligt, dürfte demnach nicht zutreffen.

Der Ansatz von Fasern dieses Muskels am Metanotalapodem zeigt, daß dieses mit der gleichnamigen Bildung der Dolichopodiden wenigstens teilweise homologisiert werden kann. Damit ist aber noch nicht entschieden, ob Synapomorphie oder Konvergenz vorliegt. Das Apodem der Dolichopodiden ist abweichend von *Microphor* viel stärker entwickelt und caudad (statt mediad) gerichtet; fer-

ner dient es allen Fasern von Muskel 36 und darüber hinaus auch Muskel 40 als Ansatzpunkt. Geht man aber davon aus, daß das Metanotalapodem der Dolichopodiden sicher nicht in einem einzigen Evolutionsschritt in seiner heutigen Form entstanden ist, so muß man ein Zwischenstadium voraussetzen, das dem Bild von *Microphor* geglichen haben kann. Falls auf Grund weiterer Merkmale nähere Verwandtschaft zwischen beiden angenommen werden kann, gewinnt die Annahme einer Synapomorphie hinsichtlich des Metanotalapodems an Wahrscheinlichkeit. Daß bei *Microphor* an dieser Stelle überhaupt ein Apodem entwickelt ist, erscheint bei Annahme von Konvergenz schwer verständlich, da diesem kleinen Zapfen innerhalb der viel breiteren Muskelansatzfläche kaum eine wesentliche Funktion zukommen kann. Denkbar wäre andererseits, daß das Apodem im Grundplan der Microphoriden stärker entwickelt war und die schwache Ausbildung bei *Microphor* eine Reduktionserscheinung ist. Daß eine Rückbildung dieses Apodems in Einzelfällen möglich ist, zeigt *Achalcus* unter den Dolichopodiden. Die Untersuchung weiterer Gattungen kann zur Lösung dieses Problems vielleicht etwas beitragen. Das Weibchen von *Microphor holosericeus* und das von *M. anomalus* haben ein ebenso schwach entwickeltes Metanotalapodem wie das Männchen, von dem allein Beobachtungen zu den beteiligten Muskeln vorliegen.

Snodgrass mA
Owen 54 M. intersegmental ridgo—phragmalis

37. Dorsoventralmuskel des Metathorax (Abb. 14, 18): Entspringt an der Anterodorsal- und Dorsalfläche der ersten und dritten Praecoxalleiste, zieht allmählich schmäler werdend posterodorsad und inseriert am Metanotum in der Nähe des vorderen tergalen Halterengelenkfortsatzes. Nach dem histologischen Bild gehört der Muskel dem fibrillären Typ an (wie bei *Tipula*, Mickoleit 1962).

Snodgrass C
Bonhag 56 dorsoventral muscle
Mickoleit (1962) 60 M. sterno—notalis
Zaka-ur-Rab 108 indirect levator of the haltere

38. Tergaler Muskel des Basalare im Metathorax (Abb. 18): Zieht vom Ursprung an der Rückseite des Phragmas Meso-/Metanotum unmittelbar cranial von Muskel 37 laterad zum Basalarapodem.

Snodgrass 2B (Mickoleit 1969) oder 1B
Bonhag 59 tergal muscle of the basalare
Mickoleit (1969) 2 Basalare—Scutum-Muskel oder 1 Basalare—Praealare-Muskel
Zaka-ur-Rab 111 second extensor of the haltere

Der Muskel ist das seriale Homologon eines der beiden tergalen Basalarmuskeln im Mesothorax; nach Mickoleit (1969) des hinteren (21), während er nach der Lage seines Ursprungs eher dem vorderen (20) zu entsprechen scheint. Matsuda verwechselt den Muskel Bonhags mit dem folgenden (39) und hält ihn für serial homolog mit unserem Muskel 22.

39. Muskel des pleuralen Halterengelenkfortsatzes (Abb. 20): Verläuft annähernd parallel zu Muskel 37 und anterolateral von diesem. Ventraler Ansatz an einem Apodem der Skleritfläche, die vom Basalare und dem pleuralen Halterengelenkfortsatz gebildet wird, dorsaler Ansatz am Metanotum[12]). Das histologische Bild spricht für die Zuordnung zum fibrillären Typ.

Snodgrass 3B
Bonhag 62 tergal muscle of the pleural wing process
Mickoleit (1962) 64 M. pleuro—tergalis condylaris
Mickoleit (1969) 3 Pleuralleiste—Subtegula-Muskel
Zaka-ur-Rab 116 tergo—pleural muscle

Serial homolog mit Muskel 22. Matsuda deutet den Muskel Mickoleits entsprechend; den Muskel Bonhags hält er für das seriale Homologon von 24b.

40. Hinterer Pleurotergalmuskel des Metathorax (Abb. 18): Verbindet den dorsalen Metapleuralarm mit dem Metanotum.

Bei *Empis* (nachuntersucht) wurde der Muskel in gleicher Lage gefunden[13]). Dies spricht dafür, daß er zum Grundplan der Empidoidea gehört, und zugleich für die Richtigkeit seiner Homologisierung mit dem Muskel Mickoleits. Bei den Dolichopodiden befindet sich sein dorsaler Ansatz an der Spitze des Metanotalapodems, das ebenso wie der dorsale Pleuralarm zu einem caudad gerichteten Stab ausgezogen ist. *Microphor* hat diese Entwicklung nicht mitgemacht; sein dorsaler Pleuralarm ist ähnlich geformt wie bei *Empis* und entspricht vermutlich dem Grundplan der Empidoidea; sein Metanotalapodem ist schwach entwickelt, mediad gerichtet und dient nur einem Teil von Muskel 36 als Ansatzfläche (s. dort).

Snodgrass 4B (Mickoleit 1962)
Mickoleit (1962) 65 M. pleuro—tergalis cristae pleuralis
Mickoleit (1969) 4 Pleuralarm—Scutum-Muskel
Zaka-ur-Rab 115 depressor of the haltere

Seriale Homologa im Mesothorax sind nach Mickoleit (1969) die Muskeln des ersten Pterale (24a und 24b unserer Zählung) und ein weiterer Muskel, der innerhalb der Dipteren nur von Tipuliden und Limoniiden bekannt ist (43 M. pleuro—tergalis cristae pleuralis, Mickoleit 1962).

41. Muskel des dritten Pterale im Metathorax (Abb. 20): In zwei Bündel, ein längeres anterolaterales und ein kürzeres posteromediales, geteilt, die beide an der

---

[12]) Meine Angabe (1971), der tergale Ansatz liege caudal vom vorderen tergalen Halterengelenkfortsatz, bedarf der Nachprüfung. Er liegt nach meinen damaligen Feststellungen an *Argyra* und *Empis* posteromedial bis medial vom tergalen Gelenk, kann aber trotzdem vor dem Gelenkfortsatz liegen, wie von Zaka-ur-Rab angegeben, wenn man berücksichtigt, daß der Gelenkfortsatz schräg von posteromedial nach anterolateral gerichtet ist.

[13]) Von mir (1971) übersehen.

Dorsalseite der Anametepisternalleiste entspringen und mit gemeinsamer Sehne an der caudalen Halterenbasis (Gegend des dritten Pterale) inserieren.

Snodgrass D
Bonhag 60 pleural muscle of the third axillary sclerite
Mickoleit (1962) 63 M. pleuro—mesopteralis
Mickoleit (1969) 6 und/oder 7 Anepisternum—(bzw.Episternum—)3.Pterale-Muskel und/oder Pleuralleiste—3.Pterale-Muskel
Zaka-ur-Rab 113 und 114 second and third flexors of the haltere

Nach der Lage des Ursprungs bei den Empidoidea, *Rhagio* und *Tabanus* (nach Bonhag), cranial vom First der Pleuralleiste, sollte man den Muskel für das seriale Homologon von 25a halten. Bei *Tipula* entspringt der Muskel aber auf der Caudalseite der Pleuralleiste (Mickoleit 1962), womit er eher 25b zu entsprechen scheint. Mickoleit (1969) homologisiert den Muskel bei den von ihm darauf untersuchten Dipteren (je eine Tipulide, Limoniide und Tabanide) in der Tabelle mit seinem Pleuralleiste—3.Pterale-Muskel (= 25b); in gleichem Sinne äußert sich Matsuda. Dem widerspricht die Angabe im Text Mickoleits (1969), die Haltere der Dipteren sei mit dem Anepisternum—3.Pterale-Muskel (= 25a) ausgerüstet. Der zweiteilige Aufbau des Muskels bei den Brachyceren kann vielleicht als Hinweis darauf verstanden werden, daß ein Bündel dem vorderen (25a), das andere dem hinteren Muskel (25b) des dritten Pterale im Mesothorax serial homolog ist.

Zaka-ur-Rab beschreibt bei *Dacus* einen Muskel des ersten Pterale (113) und vermutet, daß eines der beiden Bündel Bonhags (60a) ebenfalls am ersten Pterale inseriere. Für die Empidoidea (insbesondere *Microphor* nach histologischer Untersuchung) kann dies nicht bestätigt werden, für *Tabanus* ist es angesichts der sorgfältigen Bearbeitung durch Bonhag sehr unwahrscheinlich. Nach Schlein (1970) inserieren auch bei *Musca* und *Glossina* die beiden Bündel mit getrennten Sehnen. Beim Vergleich der Abbildungen Schleins und Zaka-ur-Rabs drängt sich der Gedanke an eine Übereinstimmung auf, die — richtige Beobachtung vorausgesetzt — vielleicht als Synapomorphie (der Cyclorrhaphen, Schizophoren oder einer Teilgruppe?) zu erklären ist.

42. Pleurale Muskeln des Basalare im Metathorax (Abb. 20): Zwei Muskeln mit Ursprung im Bereich des dorsalen Metepisternum und Insertion am Basalarapodem: der craniale (a) entspringt an der Intersegmentalleiste und der angrenzenden Außenwand und inseriert mit langer Sehne an der Spitze des Apodems, der caudale (b) entspringt an der Außenwand und inseriert an der Basis des Apodems. Nach dem histologischen Bild ist a dem tubulären, b dem fibrillären Typ zuzurechnen.

Snodgrass 1E'
Bonhag 57 und 58 pleural muscles of the basalare
Mickoleit (1962) 61 M. pleuro—basalaris
Zaka-ur-Rab 110 first extensor of the haltere

Matsuda gibt den beiden Muskeln Bonhags, die unseren Muskeln a und b entsprechen, eine unterschiedliche Deutung. Der verschiedene histologische Aufbau spricht für die Richtigkeit seiner Annahme. *Tipula* hat nach Mickoleit (1962) nur einen Muskel. Diesen und den vorderen Bonhags (57) betrachtet Matsuda als seriales Homologon des pleuralen Basalarmuskels im Mesothorax (26 unserer Zählung).

43. Muskel des Subalare im Metathorax (Abb. 18, 19, 20): Ursprung an der Caudalfläche der Metapleuralleiste und der angrenzenden Außenwand des Metepi-

merum, Insertion mit kurzer Sehne am Subalare, das sich als schwach sklerotisierte Fläche nur undeutlich gegen die umgebende Membran abhebt. Histologischer Aufbau fibrillär, wie bei *Tipula* (Mickoleit 1962).

Der Muskel ist etwa so stark entwickelt wie bei *Empis* und *Wiedemannia* und hat auch die gleiche Lage auf der Pleuralleiste und zum benachbarten Muskel 51; offenbar entspricht er darin dem Grundplan. Bei den Dolichopodiden ist er stark verkürzt und beschränkt sich auf den Bereich oberhalb des dorsalen Pleuralarms und der Anepisternalleiste.

Snodgrass 1E" oder 3E"
Bonhag 61 pleural muscle of the subalare
Mickoleit (1962) 62 M. pleuro—subalaris
Zaka-ur-Rab 112 first flexor of the haltere

Owen beschreibt drei Halterenmuskeln (44 M. intersegmental ridgo—halteralis, 45 M. pleural and intersegmental apodemo—halteralis lateralis und 46 M. intersegmental apodemo—halteralis medialis), deren Homologisierung ohne eine Nachuntersuchung nicht möglich ist, zumal angenommen werden muß, daß er nur einen Teil der vorhandenen Muskeln erfaßt hat.

44. Oberer Pleurosternalmuskel des Metathorax (Abb. 15, 18, 19): Zieht von der Spitze der Metasternalapophyse breiter werdend zum dorsalen Metapleuralarm.

Snodgrass G
Bonhag 63 anterior pleurosternal muscle
Mickoleit (1962) 66 M. furco—pleuralis dorsalis
Zaka-ur-Rab 117 anterior pleuro—sternal muscle

45. Unterer Pleurosternalmuskel des Metathorax (Abb. 15, 18): Verbindet die Metasternalapophyse mit dem ventralen Metapleuralarm.

Snodgrass G
Bonhag 64 posterior pleurosternal muscle
Mickoleit (1962) 67 M. furco—pleuralis ventralis
Zaka-ur-Rab 118 posterior pleuro—sternal muscle

46. Ventraler Längsmuskel Thorax/Abdomen (Abb. 15, 18): Zieht von der Metafurca zum ersten Abdominalsternit und setzt dort vor und an der Intersegmentalleiste an. [14])

Snodgrass H
Bonhag (nicht benannt, aber Fig. 21 abgebildet)
Mickoleit (1962) 71 M. metafurco—abdominosternalis
Owen 42 M. sternal apophyso—abdominalis

---

[14]) Auch bei den 1971 behandelten Dolichopodiden und Empididen liegt der hintere Ansatz im caudalen Bereich des primären ersten Abdominalsegments. Die sklerotisierte Ansatzfläche ist dort als Prae- oder Intersternit dem zweiten Segment in unterschiedlichem Maße angegliedert und wurde irreführend als „vorderes Sternalsklerit des zweiten Abdominalsegments" bezeichnet.

47. Sternaler Promotor der Metacoxa (Abb. 18, 19): Ursprung am Sternalgrat[15]) und am angrenzenden medioventralen Abschnitt der Intersegmentalleiste (als Praecoxale gedeutet), Insertion am cranialen Proximalrand der Coxa.

Snodgrass K
Bonhag 66 und 67 pleural and sternal promotors of the coxa
Mickoleit (1962) 49 M. promotor coxae sternalis
Owen 36 M. precoxalo—coxalis

Matsuda homologisiert Muskel 66 von Bonhag mit Muskel 52 von Mickoleit (49 unserer Zählung).

48. Sternaler Remotor der Metacoxa (Abb. 18): Ursprung an der Metafurca, Insertion am posteromedialen Rand der Coxa. Ein langer schmaler und ein kürzerer breiter Strang; der lange zieht zur Hüfte der anderen Körperhälfte und kreuzt den entsprechenden Strang der Gegenseite, wobei der von rechts kommende stets caudal vom anderen verläuft.

Auch bei *Hydrophorus* ist ein längeres Bündel abgesondert, das an der Coxa der anderen Seite inseriert, während bei *Argyra* und *Dolichopus* keine Überkreuzung beobachtet wurde. Die Übereinstimmung von *Hydrophorus* mit *Microphor* ist so groß, daß Konvergenz unwahrscheinlich ist; eher ist anzunehmen, daß Symplesiomorphie vorliegt und das Fehlen von Überkreuzung bei einem Teil der Dolichopodiden apomorph ist (synapomorph oder mehrmals konvergent entstanden?). Bei den Empidinae wurden Faserüberkreuzungen festgestellt, die anders aussehen als bei *Microphor*; dagegen kreuzen sich bei *Wiedemannia* keine Fasern. Solange wir nicht wissen, wie der Muskel im Grundplan der Empidoidea beschaffen ist, kann nicht entschieden werden, ob das Vorkommen von Überkreuzungen bei *Microphor* und den Empidinae auf Symplesiomorphie oder auf Konvergenz beruht; Synapomorphie ist unwahrscheinlich. Die Ausbildung bei *Wiedemannia* wäre im ersten Fall als Konvergenz mit *Argyra* und *Dolichopus*, im zweiten als Plesiomorphie zu erklären. Demnach muß in beiden Fällen mit Konvergenzen gerechnet werden.

Snodgrass L
Bonhag 68 sternal remotor of the coxa
Mickoleit (1962) 50 und 51 Mm. remotores coxae furcales
Owen 37 ? M. katepisterno—coxalis

Nach Matsuda ist nur Muskel 50 von Mickoleit dem Muskel Bonhags homolog; Mickoleit 51 hält er für das seriale Homologon von Mickoleit 8 = Bonhag 14 (Muskel 15 unserer Zählung) und Mickoleit 20 (fraglich unter 32).

49. Pleuraler Muskel der Metacoxa (Abb. 19, 20): Entspringt an der Ventralfläche der Anametepisternalleiste und inseriert am anterolateralen Proximalrand

---

[15]) nicht Sternalapophyse (Ulrich 1971, Lapsus)

[16]) *Empis* (nachuntersucht) stimmt mit *Rhagio* darin überein, daß der Ursprung sich sowohl auf die Anepisternalleiste als auch auf die Pleuralleiste erstreckt.

der Coxa. Im Bereich des Mesomeron wird er durch Muskel 30 von der Körperwand getrennt.[16])

Snodgrass M
Bonhag 65 pleural abductor of the coxa
Mickoleit (1962) 52 M. abductor coxae pleuralis

Matsuda deutet die Muskeln Mickoleits und Bonhags verschieden; für das Homologon von Mickoleit 52 hält er Bonhag 66 (zu 47 unserer Zählung).

50. Extracoxaler Depressor des Metatrochanter (Abb. 15, 19): Zwei Äste, ein tergaler (a) mit Ursprung im hinteren Bereich des Metanotum (zum Alinotum gerechnet) und ein sternaler (b) mit Ursprung an der Metasternalapophyse. Insertion über die gemeinsame Depressorsehne am Depressorapodem des Metatrochanter.

Snodgrass P
Bonhag 69 (partim: a, b) depressor of the trochanter
Mickoleit (1962) 54 und 53 Mm. depressores trochanteris tergalis et furcalis
Owen 35 M. sternal apophyso—trochanteralis (= 50b)
Zaka-ur-Rab 109 tergal depressor of the trochanter (= 50a)

Mickoleit (55 M. depressor trochanteris pleuralis) und Owen (34 M. anepisterno—trochanteralis) beschreiben auch einen pleuralen Ast.

51. Extracoxaler Levator des Metatrochanter (Abb. 16, 19): In zwei Äste geteilt: der längere laterale (a) entspringt an der Caudalfläche der Metapleuralleiste, der kürzere mediale (b) am Ende des stabförmigen ventralen Metapleuralarms. Gemeinsame Insertion ohne Sehne an der dorsalen Gelenkmembran Coxa/Trochanter; dort setzen auch die coxalen Fasern des Levators an.

Die Teilung des Muskels in Verbindung mit der stabförmigen Ausbildung des ventralen Pleuralarms ist eine Gemeinsamkeit mit den Dolichopodiden, die sich am besten als Synapomorphie erklären läßt. Der laterale Ast hat bei *Microphor* eine ähnliche relative Länge wie die lateralen Fasern des einheitlichen Muskels von *Empis* und *Wiedemannia* (vgl. Ulrich 1971, Fig. 47 und 48); bei den Dolichopodiden ist er sekundär verlängert und entspringt am Metanotum. Demnach ist es im Verlauf der Evolution zunächst zur Teilung des Muskels und erst nach Abspaltung der Stammart der Microphoriden zur Verlängerung des lateralen Astes gekommen.

Bonhag 72 (partim: a) anterior levator of the trochanter
Mickoleit (1962) 57 M. levator trochanteris pleuralis

52. Occlusor des hinteren Thorakalstigmas (Abb. 20): Ursprung an der Intersegmentalleiste Meso-/Metapleuron, Insertion an der Ventralseite des vom Stigma ausgehenden Tracheenhauptstamms.

Bonhag 55 occlusor of the second thoracic spiracle
Owen 43 M. spiracular sclerito—spiracularis

53. Intrascutellarmuskel (Abb. 14) (ein Muskel des Mesothorax, s. hinter Muskel 18)

Verwertung der Merkmale für die Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen

Bei der Beschreibung der Skelettelemente und der Muskeln wurden bereits die Merkmalsübereinstimmungen von *Microphor* mit anderen Empidoidea herausgestellt und ihre Bewertung als symplesiomorph, synapomorph oder konvergent erörtert. Die festgestellten Übereinstimmungen sollen im folgenden aufgelistet werden, soweit ihre Deutung als Synapomorphie diskussionswürdig erscheint.

Übereinstimmungen mit den Empididen und Hybotiden (alle untersuchten Vertreter):

a) Scutoscutellarnaht (V-Naht) fehlt (Synapomorphie oder Konvergenz?)

Übereinstimmungen mit Hybotiden (Grundplan?):

a) Ventrales Metepisternum klein, caudal niedriger werdend (Symplesiomorphie, Synapomorphie oder Konvergenz?)
b) Ähnlicher Gesamthabitus, ähnliche Form der Metapleuralsklerite (Symplesiomorphie, Synapomorphie oder Konvergenz?)

Übereinstimmungen mit dem Grundplan der Hybotiden und dem der Dolichopodiden:

a) Gesonderter anteromedialer Muskel des hinteren tergalen Flügelgelenkfortsatzes (23d) (Symplesiomorphie oder Synapomorphie?)

Übereinstimmungen mit dem Grundplan der Dolichopodiden:

a) Extracoxaler Levator des Metatrochanter (Muskel 51) geteilt — aber nicht verlängert —; Metapleuralleiste an entsprechender Stelle ausgeschnitten, ventraler Metapleuralarm stabförmig (Synapomorphie wahrscheinlich)
b) Metanotalapodem am Ansatz des dorsalen Muskels (36) — aber schwächer entwickelt, quer gestellt und ohne Beziehungen zu Muskel 40 (Synapomorphie wahrscheinlicher als Konvergenz)
c) Vorderes ventrales Cervikalsklerit in Form eines Querstreifens — aber schwächer entwickelt (Synapomorphie oder Konvergenz?)
d) Absonderung eines sekundären Adduktors (13c) vom sternalen Remotor der Procoxa — aber primärer Adduktor (15) erhalten (Symplesiomorphie oder Synapomorphie?)
e) Medianes Phragma Pro-/Mesonotum setzt sich in Transnotalleiste fort, diese am höchsten Punkt scharf umgebogen (Synapomorphie?)

Die Wahrscheinlichkeit von Synapomorphie ist für einen Teil der Übereinstimmungen mit den Dolichopodiden am größten. Soweit *Microphor* Merkmale

mit anderen Familien teilt, ist die Bewertung unsicherer. Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung sprechen daher am ehesten für nähere Verwandtschaft mit den Dolichopodiden und können als Stütze für die Theorie von Colless und Hennig gewertet werden.

Beim Vergleich mit den Dolichopodiden fällt auf, daß vier der fünf Merkmalskomplexe bei diesen stärker apomorph sind als bei *Microphor*. Offenbar haben die betroffenen Strukturen sich in mehreren Schritten verändert, bis sie den Zustand erreichten, der im Grundplan der rezenten Dolichopodiden gegeben ist. Unter der Voraussetzung, daß die Übereinstimmungen wirklich auf Synapomorphie beruhen, gibt die vorliegende Untersuchung Hinweise, welche Evolutionsschritte vor der Abspaltung der Stammart der Microphoriden und welche erst danach abgelaufen sind. Andere Strukturen entsprechen bei *Microphor* noch dem Grundplan der Empidoidea und haben sich erst später in der Evolution der Dolichopodiden verändert.

Apomorphien im Grundplan der Dolichopodiden, die *Microphor* und anderen Empidoidea fehlen:

a) Extracoxaler Levator des Metatrochanter, lateraler Ast (51a), verlängert und am Metanotum entspringend
b) Metanotalapodem verlängert, caudad gerichtet, dient auch dem hinteren Pleurotergalmuskel (40) als Ansatzpunkt
c) Vorderes ventrales Cervikalsklerit stark entwickelt, seitlich aufgebogen
d) Sternaler Adduktor der Procoxa (15) zurückgebildet
e) Postcervicale mit lang ausgezogenem Apodem
f) Postscutellum als stärker gewölbter Bezirk am Postnotum des Mesothorax
g) Vorderes Anamesepisternum mit linienförmig ausgeprägtem Anepisternaleindruck
h) Dorsales Mesepimerum mit stark sklerotisierter Fläche
i) Ventrales Metepisternum hoch
k) Muskel des Subalare im Metathorax (43) verkürzt
l) Humeral- und Praescutalapodem getrennt
m) Charakteristische Taschenbildung am Schnittpunkt der Intersegmentalleiste Meso-/Metapleuron mit der Transepimeralleiste
n) Zweite Praecoxalleiste entwickelt
o) Hinterer Abschnitt der Sella stark verbreitert
? p) Kehlsack durch Querfurche geteilt (Zusammenhang mit c?)

Die Apomorphien a—d werden als Weiterentwicklungen der Synapomorphien mit *Microphor* gedeutet, die in der vorhergehenden Liste unter den gleichen Kennbuchstaben aufgeführt sind. Die Merkmale a—k sind bei Ulrich 1971 in anderer Reihenfolge und teilweise anders formuliert bereits aufgeführt; ihre Bewertung als apomorph ist durch die neuen Ergebnisse teilweise sicherer geworden. Eine Untersuchung von *Microphorella* und *Parathalassius* wäre von Interesse, um zu ermitteln, ob sie einige der hier genannten Apomorphien mit den

Dolichopodiden teilen.

Die vorliegende Arbeit erbrachte für *Microphor* auch zwei Merkmale, die im Vergleich mit den Dolichopodiden apomoph sind:

a) Einer der beiden prosternalen Cervikalmuskeln (9) inseriert am Postcervicale
b) Die beiden Muskeln des ersten Pterale im Mesothorax (24) inserieren am gleichen Punkt

Untersuchungen an weiteren Gattungen wären wichtig, um zu klären, ob diese Apomorphien auf *Microphor* beschränkt oder innerhalb der Familie weiter verbreitet sind (Synapomorphien der Microphoriden?).

Zusammenfassung

Skelett und Muskulatur des Thorax der Imago von *Microphor holosericeus* (Meigen) werden beschrieben, abgebildet und mit den Befunden einer vorausgegangenen Untersuchung an anderen Empidoidea (Ulrich 1971) verglichen. Der Wert von Merkmalsübereinstimmungen mit Empididen, Hybotiden oder Dolichopodiden für die Rekonstruktion der Phylogenese wird erörtert. Am meisten spricht für nähere Verwandtschaft mit den Dolichopodiden. Hierfür werden fünf Übereinstimmungen angeführt, die mit unterschiedlicher Wahrscheinlichkeit als synapomorph gewertet werden können.

Summary

Skeleton and musculature of the thorax of *Microphor holosericeus* (Meigen) (Diptera, Empidoidea)

Thoracic skeleton and musculature of adult *Microphor holosericeus* are described and figured and compared with those of other Empidoidea as studied in a previous paper (Ulrich, 1971). The phylogenetic significance of various character agreements with Empididae, Hybotidae, or Dolichopodidae is discussed. There is most probability in favour of a close relationship to Dolichopodidae. Apparent synapomorphies shared with these include the following characters (listed in order of decreasing probability): a, the extracoxal levator muscle of hind trochanter is divided into two bundles and, correspondingly, the inferior part of the metapleural ridge ist excised to leave a rodlike ventral pleural arm; b, a metanotal apodeme is developed which is obviously homologous in both although differing in size, orientation, and part of its relations to musculature; c, in the anterior ventral neck membrane there is an unpaired transverse sclerite; d, the transpronotal ridge has a similar course and relation to the median prephragma; e, a muscle acting as a secondary adductor seems to have segregated from the sternal remotor of the procoxa. In four of the five characters stated *Microphor* seems to reflect an early stage in the evolution which has gone even farther in Dolichopodidae.

Literatur

Ahmed, M.A. (1982): The morphology and taxonomic value of thoracic structures in some Brachycera, Diptera. — xviii + 204 S. — Diss. Univ. London.

Allen, A.A. (1963): *Microphor* versus *Microphorus* (Dipt., Empididae). — Ent. mon. Mag. 99: 24.

Bonhag, P.F. (1949): The thoracic mechanism of the adult horsefly (Diptera: Tabanidae). — Mem. Cornell Univ. agr. Exp. Sta. 285: 39 S.

Burck, H.-C. (1973): Histologische Technik. 3. Auflage. — VIII + 205 S., 8 Tafeln. — Thieme, Stuttgart.

Chvála, M. (1981): Classification and phylogeny of Empididae, with a presumed origin of Dolichopodidae (Diptera). — Ent. scand. Suppl. 15: 225—236.

— (1983): The Empidoidea (Diptera) of Fennoscandia and Denmark II. — Fauna entomologica scandinavica, Vol. 12: 281 S. — Scandinavian Science Press, Copenhagen oder Klampenborg.

Colless, D.H. (1963): An Australian species of *Microphorella* (Diptera: Empididae), with notes on the phylogenetic significance of the genus. — Proc. linn. Soc. N. S. Wales 88: 320—323.

Crossley, A.C. (1978): The morphology and development of the *Drosophila* muscular system. — In: Ashburner, M., & T.R.F. Wright: The genetics and biology of *Drosophila*, Vol. 2b, 499—560. — Academic Press, London, New York & San Francisco.

Heide, G. (1971): Die Funktion der nicht-fibrillären Flugmuskeln von *Calliphora*, Teil I Lage, Insertionsstellen und Innervierungsmuster der Muskeln. — Zool. Jb. Physiol. 76: 87—98, 137—138.

Hennig, W. (1970): Insektenfossilien aus der unteren Kreide, II. Empididae (Diptera, Brachycera). — Stuttgart. Beitr. Naturk. Nr. 214: 12 S.

— (1971): Insektenfossilien aus der unteren Kreide, III. Empidiformia („Microphorinae") aus der unteren Kreide und aus dem Baltischen Bernstein; ein Vertreter der Cyclorrhapha aus der unteren Kreide. — Stuttgart. Beitr. Naturk. Nr. 232: 28 S.

Ipe, I.M. (1968): Thorax and its musculature in *Melanagromyza obtusa* (Malloch), a serious pest of *Cajanus indicus* L., (Agromyzidae: Diptera). — Bull. Ent. (Loyola Coll.) 9: 109—127.

Maki, T. (1938): Studies on the thoracic musculature of insects. — Mem. Fac. Sci. Agr. Taihoku Univ. 24: 1—343, 1 Falttabelle, 17 Tafeln.

Marina, T.A. (1980): (Comparative morphology of prothoracal sclerites in Asilomorpha (Diptera).) — In: Scarlato, O.A., K.V. Skufyin, E.P. Nartshuk, O.P. Negrobov & M.N. Kandybina: (Ecological and morphological principles of Diptera systematics (Insecta)), 55—58. — Zool. Inst. AN SSSR, Leningrad, (1979). (Russisch.)

— & O.P. Negrobov (1977): (The use of thoracic sclerites in the taxonomy of Dolichopodidae (Diptera).) — In: Scarlato, O.A., & K.B. Gorodkov: (Systematics and evolution of Diptera (Insecta)), 67—70. — Zool. Inst. AN SSSR, Leningrad. (Russisch.)

— & — (1980): (A comparative morphological characteristics of thoracic sclerites in the Dolichopodidae (Diptera) and their taxonomic value.) — Zool. Zh. 59: 1194—1203. (Russisch mit englischer Zusammenfassung.)

Matsuda, R. (1970): Morphology and evolution of the insect thorax. — Mem. ent. Soc. Canada No. 76: 431 S.

Melander, A.L. (1927): Diptera, fam. Empididae. — In: Wytsman, P.: Genera insectorum, Fasc. 185, 434 S., 8 Tafeln. — Desmet-Verteneuil, Bruxelles.

Mickoleit, G. (1962): Die Thoraxmuskulatur von *Tipula vernalis* Meigen, ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Dipterenthorax. — Zool. Jb. Anat. 80: 213—244.

— (1969): Vergleichend-anatomische Untersuchungen an der pterothorakalen Pleurotergalmuskulatur der Neuropteria und Mecopteria (Insecta, Holometabola). — Z. Morph. Tiere 64: 151—178.

Mihályi, F. (1936): Untersuchungen über Anatomie und Mechanik der Flugorgane an der Stubenfliege. — Arb. ung. biol. Forsch.-Inst. 8: 106—119.

Miller, A. (1950): The internal anatomy and histology of the imago of *Drosophila melanogaster.* — In: Demerec, M.: Biology of *Drosophila*, 420—534. — Wiley, New York; Chapman & Hall, London.

Owen, W.B. (1977): Morphology of the thoracic skeleton and muscles of the mosquito, *Culiseta inornata* (Williston), (Diptera: Culicidae). — J. Morph. 153: 427—460.

Pringle, J.W.S. (1957): Insect flight. — Cambridge Monographs in experimental Biology, No. 9: viii + 133 S. — University Press, Cambridge.

Ritter, W. (1911): The flying apparatus of the blow-fly, a contribution to the morphology and physiology of the organs of flight in insects. — Smithson. misc. Coll. 56, No. 12, Publ. 1947: 76 S., 20 Tafeln.

Rizki, T.M. (1978): The circulatory system and associated cells and tissues. — In: Ashburner, M., & T.R.F. Wright: The genetics and biology of *Drosophila*, Vol. 2b, 397—452. — Academic Press, London, New York & San Francisco.

Schlein, Y. (1970): A comparative study of the thoracic skeleton and musculature of the Pupipara and the Glossinidae (Diptera). — Parasitology 60: 327—373.

Smart, J. (1959): Notes on the mesothoracic musculature of Diptera. — Smithson. misc. Coll. 137, Publ. 4350: 331—364, 1 Tafel.

Snodgrass, R.E. (1935): Principles of insect morphology. — ix + 667 S. — McGraw-Hill, New York & London.

Ulrich, H. (1971): Zur Skelett- und Muskelanatomie des Thorax der Dolichopodiden und Empididen (Diptera). — Veröff. zool. Staatssamml. München 15: 1—44, 13 Tafeln.

— (1984): Apparent synapomorphies in thoracic morphology of *Microphorus* and Dolichopodidae (Diptera, Empidoidea). — Abstr. 17th int. Congr. Ent. (Hamburg, 1984): 74.

Zaka-ur-Rab, M. (1970): Skeleto-muskular mechanism of the halteres of the melon fly, *Dacus (Strumeta) cucurbitae* Coquillett (Diptera: Trypetidae). — Beitr. Ent. (Berlin) 20: 43—50.

Zalokar, M. (1947): Anatomie du thorax de *Drosophila melanogaster.* — Rev. suisse Zool. 54: 17—53.

Anschrift des Verfassers: Dr. Hans Ulrich, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.